P 260 c1

ISBN 2-85653-114-8

Le ex

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME 120

Arturo MUÑOZ-CUEVAS

DÉVELOPPEMENT, RUDIMENTATION ET RÉGRESSION DE L'ŒIL CHEZ LES OPILIONS (ARACHNIDA) RECHERCHES MORPHOLOGIQUES, PHYSIOLOGIQUES ET EXPÉRIMENTALES

PARIS
EDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Vᵉ)

1981

Source : MNHN, Paris

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris

C.C.P. : Paris 9062-62 Y

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895. Depuis 1979, divisé en 3 sections : A (Zoologie, Biologie et Écologie animales), B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie). 4 livraisons par an.

Les grands Naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1935. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A (Zoologie) ; B (Botanique) ; C (Sciences de la Terre) ; D (Sciences physico-chimiques).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Zoologie, Tome 120

DÉVELOPPEMENT, RUDIMENTATION ET RÉGRESSION DE L'ŒIL CHEZ LES OPILIONS (ARACHNIDA) RECHERCHES MORPHOLOGIQUES, PHYSIOLOGIQUES ET EXPÉRIMENTALES

par

Arturo MUÑOZ-CUEVAS*

SOMMAIRE

ABSTRACT 5

INTRODUCTION GÉNÉRALE 6

MATÉRIEL ET MÉTHODES 8

I. — Matériel biologique et position systématique 8
A. — Liste des espèces et stations 8
B. — Conditions d'élevage 9
C. — Conditions d'expérimentation 9

II. — Techniques de récolte et de transport 10

III. — Techniques d'embryologie et d'histologie 10

IV. — Techniques de microscopie électronique 10

V. — Techniques de biochimie 10

VI. — Techniques d'électrophysiologie 10

CHAPITRE I : DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE ET ORGANOGENÈSE DE L'ŒIL ÉTUDE EN MICROSCOPIE PHOTONIQUE

INTRODUCTION 11

A. — Développement de l'œil chez les Gonyleptidae 11
1. — Développement de l'œil chez *Pachylus quinamavidensis* 11
2. — Développement de la pigmentation de l'œil chez *Pachylus quinamavidensis, Acanthopachylus aculeatus* et *Discocyrtus cornutus* 17

B. — Développement de l'œil chez les Ischyropsalidae 18
1. — Développement de l'œil chez *Ischyropsalis luteipes* 18
2. — Développement de l'œil chez *Ischyropsalis pyrenaea* 22
3. — Développement de la pigmentation de l'œil chez *Ischyropsalis luteipes* et *pyrenaea* 23

DISCUSSION ET CONCLUSIONS 24

* Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue de Buffon, 75005 Paris.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II : ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE DE LA DIFFÉRENCIATION CELLULAIRE DE L'ŒIL

A. — DIFFÉRENCIATION CELLULAIRE DE LA RÉTINE 25
Introduction 25
I. Ultrastructure de la vésicule optique 25
a) Caractéristiques cellulaires de la vésicule optique 25
b) Structure de la sécrétion de la vésicule optique 26
c) Divisions cellulaires dans la vésicule optique 28
Discussion 28
Conclusions 28
2. Différenciation cellulaire du photorécepteur 29
Introduction 29
a) Cellule rétinulaire embryonnaire 29
b) Différenciation du rhabdome et induction ciliaire 29
c) Desmosomes, jonctions et contacts intercellulaires 32
d) Axone et formation du nerf optique 34
e) Cellules gliales de la rétine 34
Discussion 36
Conclusions 38
3. — Pinocytose de la membrane du rhabdome et formation de corps multivésiculaires dans les photorécepteurs embryonnaires et larvaires 38
Introduction 38
Résultats 38
a) Phase embryonnaire 38
b) Les corps multivésiculaires au cours de la différenciation du photorécepteur 39
Discussion 39
Conclusions 42
4. — Pigmentation de la rétine 42
Introduction 42
Étude biochimique des Ommochromes dans les yeux et le tégument des Opilions 42
Introduction 42
Matériel et méthodes 43
Résultats 43
a) Yeux 43
b) Tégument 44
Différenciation du pigment dans la cellule pigmentaire et dans le photorécepteur 44
1. Cellule pigmentaire 44
2. Grains de pigment chez *Ischyropsalis luteipes* 45
Discussion 47
Conclusions 49
B. — DIFFÉRENCIATION CELLULAIRE DU SYSTÈME DIOPTRIQUE CHEZ LES OPILIONS 50
Introduction 50
Résultats 50
a) Transformation de la cellule épidermique en cellule vitrée 50
b) Activité de sécrétion de la cellule vitrée 52
c) Cristallin larvaire 52
d) Rapport cyclique entre l'activité de sécrétion du tégument et la sécrétion du cristallin 53
Discussion 53
Conclusions 54

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III : ACTION EXPÉRIMENTALE DE LA LUMIÈRE BLANCHE SUR LA DIFFÉRENCIATION CELLULAIRE DE LA RÉTINE

INTRODUCTION 55
Série expérimentale n° 1 55
Résultats de l'expérience 1a 57
Résultats de l'expérience 1b 57
Série expérimentale n° 2 58
Résultats de l'expérience 2a 58
Résultats de l'expérience 2b 59
Série expérimentale n° 3 59
Résultats de l'expérience 3a 59
Résultats de l'expérience 3b 59
Résultats de l'expérience 3c 60
Série expérimentale n° 4 60
Résultats de l'expérience 4a 60
Résultats de l'expérience 4b 60
Résultats de l'expérience 4c 61
Discussion 61
Conclusions 66

CHAPITRE IV : RECHERCHES ULTRASTRUCTURALES SUR LE DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE DE L'ŒIL

INTRODUCTION 68
RÉSULTATS 68
A. — ÉTUDE CHEZ *Ischyropsalis luteipes* — NYMPHES 68
1. — Appareil dioptrique 68
2. — Membrane prérétinienne 69
3. — Rétine 69
B. — ÉTUDE CHEZ *Ischyropsalis pyrenaea* 71
1. — Appareil dioptrique 71
2. — Membrane prérétinienne 72
3. — Rétine 72
C. — ÉTUDE CHEZ *Ischyropsalis muellneri* 72
1. — Appareil dioptrique 72
2. — Membrane prérétinienne 73
3. — Rétine 73
D. — ÉTUDE CHEZ *Ischyropsalis strandi* 73
1. — Appareil dioptrique de la première nymphe 73
2. — Structure oculaire chez l'adulte 75
3. — Membrane prérétinienne 76
4. — Rétine 81
E. — ÉTUDE CHEZ *Acanthopachylus aculeatus* 81
1. — Appareil dioptrique 81
2. — Membrane prérétinienne 81
3. — Rétine 81
Essai d'interprétation et discussion 82
Conclusions 84

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE V : RECHERCHES ULTRASTRUCTURALES SUR LE NERF ET LE LOBE OPTIQUE

INTRODUCTION 86

RÉSULTATS 86

I. — DONNÉES CHEZ *Ischyropsalis luteipes* 86

A. — Nerf optique 86

B. — Lobe optique 86

a) Première masse optique 87

b) Premier relais synaptique 87

c) Spécialisations présynaptiques 87

d) Site synaptique 89

e) Écorce ganglionnaire 89

II. — DONNÉES CHEZ *Ischyropsalis pyrenaea* 90

A. — Nerf optique 90

B. — Lobe optique 90

III. — DONNÉES CHEZ *Ischyropsalis muellneri* 90

A. — Nerf optique 90

B. — Lobe optique 91

IV. — DONNÉES CHEZ *Ischyropsalis strandi* 91

A. — Nerf optique 91

B. — Lobe optique 91

Discussion 91

Conclusions 93

CHAPITRE VI : ÉLECTRORÉTINOGRAMME DES OPILIONS ÉPIGÉES ET CAVERNICOLES

INTRODUCTION 94

MÉTHODE ET TECHNIQUE 94

RÉSULTATS 95

A. — *Acanthopachylus aculeatus* 95

B. — *Ischyropsalis luteipes* 96

C. — *Ischyropsalis pyrenaea* 97

Conclusions 98

CHAPITRE VII : GÉNÉTIQUE ET ÉVOLUTION RÉGRESSIVE

INTRODUCTION 99

A. — Aspects phylétiques dans l'évolution du genre *Ischyropsalis* 99

B. — Modèle général de la théorie génétique de Kosswig 101

C. — Essai d'interprétation de la rudimentation et de la régression de la structure oculaire des *Ischyropsalis* dans le cadre de la théorie génétique de Kosswig 104

CONCLUSIONS 105

CONCLUSIONS GÉNÉRALES 106

BIBLIOGRAPHIE 109

Source : MNHN, Paris

ABSTRACT

This work is concerned with the cellular differentiation and the morphogenesis of the eyes in Opilionids. Thereby the author attempts to provide answer to the following question : " What relationship exists between the development of the eye and its regressive evolution ".

The species studied belong to the families Gonyleptidae, Phalangodidae, Ischyropsalidae and Phalangiidae. A phyletic analysis of rudimentation and regression of the eye in cavernicolous Opilionids is made in the following species of the genus *Ischyropsalis* : *luteipes, pyrenaea, muellneri* and *strandi*.

In the first chapter, the embryonic development and the organogenesis of the eye are studied under photonic microscope ; the chronology of its development is shown. On the basis of a " table of pigmentation " changes in the coloration of the eye could be determined.

The second chapter deals with an ultrastructural study of the cellular differentiation of the eye. Retina : the optic vesicle, the differentiation of the photoreceptor, the formation of multivesicular bodies, the differentiation and the biochemical nature of pigment (ommochromes) are studied. Dioptric system : the differentiation of the vitreous cells and the formation of the crystalline lens could be observed.

In the third chapter, the effects of white light, experimentally induced, upon the cellular differentiation of retina are described. Four series of experiments have been carried out during the development of *Ischyropsalis luteipes*. For each of them the changes in the optic vesicle, in the photoreceptor, in the pigmentation and in the optic nerve, if perceptible to an ultrastructural level, are analysed.

In the fourth chapter, ultrastructural data concerning the postembryonic development of the eye are gathered. The structural and functional phenomena, occurring during this period and affecting the eye, in so far as a phyletic rudimentation or an ontogenetic regression is concerned, are analysed in the genus *Ischyropsalis*.

In the fifth chapter, the author gives ultrastructural data on the optic nerve and the optic lobe. The rudimentation of axonal structures, the organization and rudimentation of the lobe are studied in the regressive series of *Ischyropsalis*. With respect to the lobe, the first optic mass, the first synaptic connection, the ganglionary cortex and the optic chiasma are analysed.

The sixth chapter is devoted to the study of electroretinogram in epigean and cavernicolous Opilionids. For this purpose, E.R.G. of specimens, adult or in the course of their postembryonic development, have been realized.

In the last chapter, entitled genetics and regressive evolution, a phyletic analysis of the genus *Ischyropsalis* is given, together with the scheme of Kosswig's genetic theory on the regressive evolution and an interpretation of our results according to this epigenetic view.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La biologie des Arachnides a beaucoup progressé ces dernières décennies. Cet intérêt pour l'Arachnologie comble légèrement le retard qui existait, par rapport à la biologie des Insectes et des Crustacés.

Une des branches de la biologie des Arachnides qui a évolué le moins est celle de l'embryologie. Les difficultés de la détermination taxonomique, de l'élevage et la « qualité » des tissus embryonnaires, sont les principaux responsables de ce retard.

L'embryologie, dans ses aspects fondamentaux de la différenciation cellulaire et de la morphogenèse, a contribué d'une façon déterminante à la compréhension théorique et opérationnelle de la biologie moderne.

Les concepts de compétence, de détermination et d'activation cellulaire nous permettent aujourd'hui, d'une façon plus précise, de cerner le vaste complexe de la différenciation cellulaire. Les conceptions dynamiques de la morphogenèse, avec ses notions de stabilité structurelle, de paysage épigénétique, de régulation et de canalisation, nous permettent d'aborder les problèmes de l'évolution constructive ou régressive avec plus de succés.

Les recherches qui composent ce mémoire s'inscrivent dans le cadre de la différenciation cellulaire et de la morphogenèse de l'œil des Opilions. Ces recherches tendent à répondre à la question : « Quels sont les rapports entre le développement de l'œil et l'évolution régressive de cet organe ».

Notre choix du matériel biologique a été guidé par le souci de travailler avec des espèces bien déterminées et permettant un élevage régulier.

Les espèces de Gonyleptidae répondent assez bien à ces exigences et, par la « qualité » de leurs tissus embryonnaires, ajoutent un facteur de satisfaction non négligeable pour ce type de travail.

Les espèces d'Ischyropsalidae ont été choisies afin d'aborder, dans une lignée phylétique, les problémes qui forment le complexe de la rudimentation et de la régression de l'œil chez les cavernicoles.

Parmi les *Ischyropsalis* quatre espèces ont été choisies : *I. luteipes* et *I. pyrenaea* représentent une premiére étape de l'évolution cavernicole, celle des troglophiles, puis *I. muellneri* et *I. strandi* qui représentent l'étape troglobie.

Dans un premier chapitre, nous avons traité en microscopie photonique le développement embryonnaire et l'organogenèse de l'œil. Cette étude nous a permis de connaître et d'approfondir la question de la chronologie du développement de l'œil afin de pouvoir traiter postérieurement le matériel à un moment précis du développement.

Le deuxième chapitre aborde l'ultrastructure de la différenciation cellulaire et la morphogenèse de l'œil.

Plusieurs aspects cytologiques comme l'étude de la vésicule optique, l'induction ciliaire du rhabdome, la formation des corps multivésiculaires, la différenciation cellulaire du pigment et la différenciation du système dioptrique soulignent ce chapitre.

Une série de quatre groupes d'expériences de l'action de la lumière blanche sur la différenciation cellulaire de la rétine forme le troisième chapitre.

Dans le quatriéme chapitre sont groupées les recherches ultrastructurales sur le développement postembryonnaire de l'œil.

Les données ultrastructurales sur le nerf optique et sur le lobe optique ont été présentées dans le cinquième chapitre.

Source : MNHN, Paris

Le sixième chapitre renferme les recherches sur l'électrorétinogramme chez les animaux adultes et au cours du développement postembryonnaire.

Le septième et dernier chapitre est dédié à une présentation générale de nos résultats dans le cadre de la théorie génétique de Kosswig sur l'évolution régressive.

Ces recherches n'ont pas la prétention d'être exhaustives, surtout lorsqu'il s'agit de la différenciation cellulaire et de la morphogenèse. Parmi les questions abordées, un certain nombre ont trouvé solution ; pour d'autres, de nouvelles recherches sont nécessaires. Au cours de ces recherches et à la lumière des résultats obtenus, de nouveaux problèmes sont apparus. Ils nécessitent pour la plupart des techniques longues et une quantité importante de matériel embryonnaire — nous pensons en particulier à la différenciation biochimique des ommochromes dans la rétine, et au renouvellement des protéines de la membrane du rhabdome. Nous espérons dans le futur apporter une solution à ces questions.

Source : MNHN, Paris

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I. — MATÉRIEL BIOLOGIQUE ET POSITION SYSTÉMATIQUE

Les espèces qui ont servi de base à cette étude sont des représentants des sous-ordres des Laniatores et des Palpatores. Elles représentent les Familles de Gonyleptidae, Phalangodidae, Ischyropsalidae et Phalangiidae.

A. — Liste des espèces et stations.

Famille Gonyleptidae :

**Pachylus quinamavidensis* Muñoz-Cuevas, Quinamavida, Province de Linares, Chili. Espèce épigée.

**Acanthopachylus aculeatus* Kirby, Province de Buenos Aires, Argentine. Espèce épigée.

**Discocyrtus cornutus* Piza, Iguazu, Province de Formosa, Argentine. Espèce épigée

Famille Phalangodidae :

Sitalcina serpentinea Briggs et Hom, Californie, U.S.A. Espèce endogée.

Sitalcina tiburona Briggs et Hom, Californie, U.S.A. Espèce endogée.

Sitalcina minor Briggs et Hom, Californie, U.S.A. Espèce endogée.

Sitalcina elonghensis Briggs et Hom, Californie, U.S.A. Espèce endogée.

Phalangozea bordoni Muñoz-Cuevas, Grotte Francisco Zea, Zulia, Venezuela. Espèce cavernicole troglobie.

Famille Ischyropsalidae :

**Ischyropsalis luteipes* Simon, Grottes de Touasse-Peyrou et d'Enlène, Pyrénées Ariégeoises. Espèce cavernicole troglophile.

**Ischyropsalis pyrenaea* Simon, Grotte du Pic de Lestelas, Pyrénées Ariégeoises. Espèce cavernicole troglophile.

Ischyropsalis muellneri Hamann, Grotte Castitljiva Luknja, Slovénie, Yougoslavie. Espèce cavernicole troglobie.

Ischyropsalis strandi Kratochvil, Grottes de Buso dell'Arena et Grotte del Monte Caobo, Monti Lessini, Vérone, Italie. Espèce cavernicole troglobie.

Ischyropsalis kollari Koch, Monti Lessini, Vérone, Italie. Espèce épigée.

Famille Phalangiidae :

Phalangium opilio Linné, Moulis, Ariège. Espèce épigée.

* Les espèces indiquées par un * ont été élevées de l'œuf à l'animal adulte.

Source : MNHN, Paris

B. — CONDITIONS D'ELEVAGE.

Élevage des Gonyleptidae : les animaux adultes sont placés dans des boîtes en plastique transparentes ; le fond des boîtes est garni de terre, de pierres et de bois. Les boîtes de reproduction ont 30 cm de longueur × 24 cm de largeur et 14 cm de hauteur. Les adultes sont nourris une fois par semaine avec des mouches du genre *Calliphora* coupées en morceaux et posées dans une coupelle recouverte de papier joseph imbibé d'eau.

Les œufs sont retirés immédiatement après la ponte et disposés dans des boîtes de Pétri sur du papier joseph humide.

L'élevage des nymphes se fait dans des boîtes en plastique garnies de plâtre et de kaolin, et avec un support en papier humide. Ces boîtes mesurent 12 cm de longueur sur 9 cm de largeur et 5 cm de hauteur.

La température à l'intérieur de la grotte de Moulis est, au niveau du premier terrarium où ont été installés les élevages, de 11,5°C.

Les deux premières nymphes sont nourries une fois par semaine avec des têtes de mouches récemment sacrifiées.

Les nymphes de stades plus avancés sont installées dans des boîtes en plastique de taille intermédiaire, 24 cm de longueur × 17 cm de largeur.

Les nymphes, à partir du 3e stade, sont nourries comme les adultes.

La température de la salle d'élevage est de 14°C ± 7°C en moyenne annuelle.

L'éclairement de la pièce est naturel et suit le cycle de la photopériode annuelle.

Élevage des Ischyropsalidae : L'élevage d'*Ischyropsalis* a été réalisé dans la grotte-laboratoire de Moulis. Les animaux adultes sont placés dans des cristallisoirs de 3 à 5 litres, aménagés avec un fond d'argile humide, des pierres concrétionnées et des morceaux de bois humide.

Les pontes sont retirées chaque semaine et disposées dans des boîtes de Pétri dans la même grotte.

Les Ischyropsalidae sont nourris de la même façon que les Gonyleptidae mais tous les 10 jours seulement.

L'élevage des nymphes se fait dans des boîtes en plastique garnies de plâtre et de koalin, et avec un support en papier humide. Ces boîtes mesurent 12 cm de longueur sur 9 cm de largeur et 5 cm de hauteur.

La température à l'intérieur de la grotte de Moulis est, au niveau du premier terrarium où ont été installés les élevages, de 11,5°C.

Pour l'espèce *Ischyropsalis pyrenaea*, les pontes ont été maintenues dans une chambre froide à 9°C.

Pour *Ischyropsalis strandi* les pontes et les premières nymphes proviennent d'un élevage fait à 5°-6,5°C (Juberthie, 1974).

C. — CONDITIONS D'EXPÉRIMENTATION.

Pour la réalisation des expériences d'illumination au cours du développement embryonnaire, un appareil conçu et réalisé par J. A. Barra a été utilisé. Cet appareil est composé de deux boîtes expérimentales carrées avec un moteur programmateur. Chaque boîte possède une source de lumière entourée d'un circuit d'eau. Sur chaque face de la boîte, une ouverture permet le passage de la lumière et un support placé dans l'axe de la lumière reçoit le matériel biologique à étudier.

L'eau de refroidissement du circuit coule en permanence.

Le moteur programmateur permet de composer des programmes d'illumination précis et de durée choisie.

Cette enceinte a été installée dans la grotte-laboratoire de Moulis.

Source : MNHN, Paris

II. — TECHNIQUES DE RÉCOLTE ET DE TRANSPORT

Les Opilions cavernicoles sont chassés à vue sur les parois de la grotte et placés dans des boîtes thermiques isolantes. Dans ces conditions, le transport, même à longue distance, n'entraîne pas de mortalité.

Pour l'espèce *Ischyropsalis luteipes*, la récolte des pontes est possible à certaines époques de l'année. Ces pontes se trouvent aussi sur les parois de la grotte et parfois sur les morceaux de bois qui se trouvent dans les fissures des parois.

III. — TECHNIQUES D'EMBRYOLOGIE ET D'HISTOLOGIE

Immédiatement après la ponte, les œufs sont retirés des boîtes d'élevage et placés dans des boîtes de Pétri sur du papier joseph humide.

L'observation directe des œufs a lieu dans l'huile de paraffine ; l'éclairage se fait avec des fibres de verre pour éviter de chauffer les pontes.

Au cours du développement embryonnaire, des œufs ont été fixés à tous les stades du développement par les liquides de Halmi et de Bouin-Duboscq, l'inclusion a été réalisée suivant la méthode d'Anderson modifiée. La technique de coloration de Herlant-Meewis au bleu alcian-hémalun-phloxine après oxydation permanganique acide a été adoptée.

Les larves et nymphes ont été fixées *in toto* par le liquide de Halmi. Les coupes sériées ont été débitées à 3 μ d'épaisseur.

IV. — TECHNIQUES DE MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE

Microscopie à transmission. Les œufs : le prélèvement du chorion et la dissection des ébauches de l'œil se réalisent dans le glutaraldéhyde à froid. Fixation par le glutaraldéhyde à 3,1 % dans le tampon phosphate de 0,2 M, pH 7.2 pendant 60 minutes. Post-fixation pendant 60 minutes par le tétraoxyde d'osmium à 2 % dans le même tampon. Pour les nymphes et les animaux adultes, la dissection de l'œil et du cerveau est réalisée dans le glutaraldéhyde à froid. Le restant de la fixation est le même que pour le matériel embryonnaire.

Les animaux soumis aux expériences d'illumination ont été fixés sous la lumière naturelle.

Inclusion à l'Epon, contraste à l'acétate d'uranyle pendant 1 heure et au citrate de plomb, 15 minutes.

Les coupes semi-fines sont colorées au bleu de toluidine.

Observations sous 50 et 70 Kv.

Pour les espèces de transport délicat, *Ischyropsalis muellneri* et *strandi*, une préfixation des adultes et des nymphes a été réalisée sur le terrain : préfixation dans le glutaraldéhyde à 3,1 % et conservation dans le même fixateur en quantité de 10 % additionné du tampon. Cette préfixation a été suivie d'un lavage assez prolongé et de la post-fixation osmiée normale.

Miscroscopie à balayage : Les animaux adultes sont métallisés à l'or colloïdal ; les larves ont été lyophilisées avant de procéder à la métallisation.

V. — TECHNIQUES DE BIOCHIMIE

Elle sont décrites dans le deuxième chapitre.

VI. — TECHNIQUES D'ÉLECTROPHYSIOLOGIE

Elles sont décrites dans le sixième chapitre.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE ET ORGANOGENÈSE DE L'ŒIL

ÉTUDE EN MICROSCOPIE PHOTONIQUE

INTRODUCTION

Parmi les travaux classiques d'embryologie de l'œil chez les Arachnides, Patten (1887) et Purcell (1892-1894) apportent quelques données assez incomplètes sur le développement de l'œil chez les Opilions

Il nous a paru nécessaire de réaliser une étude chronologique du développement de l'œil chez les Opilions avant d'aborder le problème de la différenciation cellulaire.

Oeux espèces servent de base à cette étude : *Pachylus quinamavidensis* Gonyleptidae épigé, et *Ischyropsalis luteipes* Opilion cavernicole troglophile.

Le choix de ce matériel a été motivé par plusieurs raisons. Tout d'abord, par le souci de travailler avec un matériel où les tables générales du développement sont connues ; ensuite, la relative abondance du matériel à notre disposition et, finalement, le choix de l'espèce *Ischyropsalis luteipes* était aussi indiqué par la nécessité de connaître le développement de l'œil chez une espèce troglophile, qui sera prise comme base de comparaison pour l'évolution cavernicole du genre.

L'étude embryologique de l'œil est basée sur une étude histologique.

A. — OÉVELOPPEMENT DE L'ŒIL CHEZ LES GONYLEPTIOAE

1. — DÉVELOPPEMENT DE L'ŒIL CHEZ *Pachylus quinamavidensis*.

La durée du développement embryonnaire chez *Pachylus quinamavidensis* à 20°C est de 37 jours (Muñoz-Cuevas, 1970). La durée moyenne de chacune des phases est la suivante :

Phase I : Segmentation : de la ponte au 5e jour.
Phase II : Formation de la bandelette germinative : du 5e au 10e jour.
Phase III : Métamérisation du prosoma : du 10e au 13e jour.
Phase IV : Inversion de l'embryon : du 13e au 21e jour.
Phase V : Organogenèse larvaire : du 22e au 29e jour.
Larve : Du 30e au 37e jour.

Source : MNHN, Paris

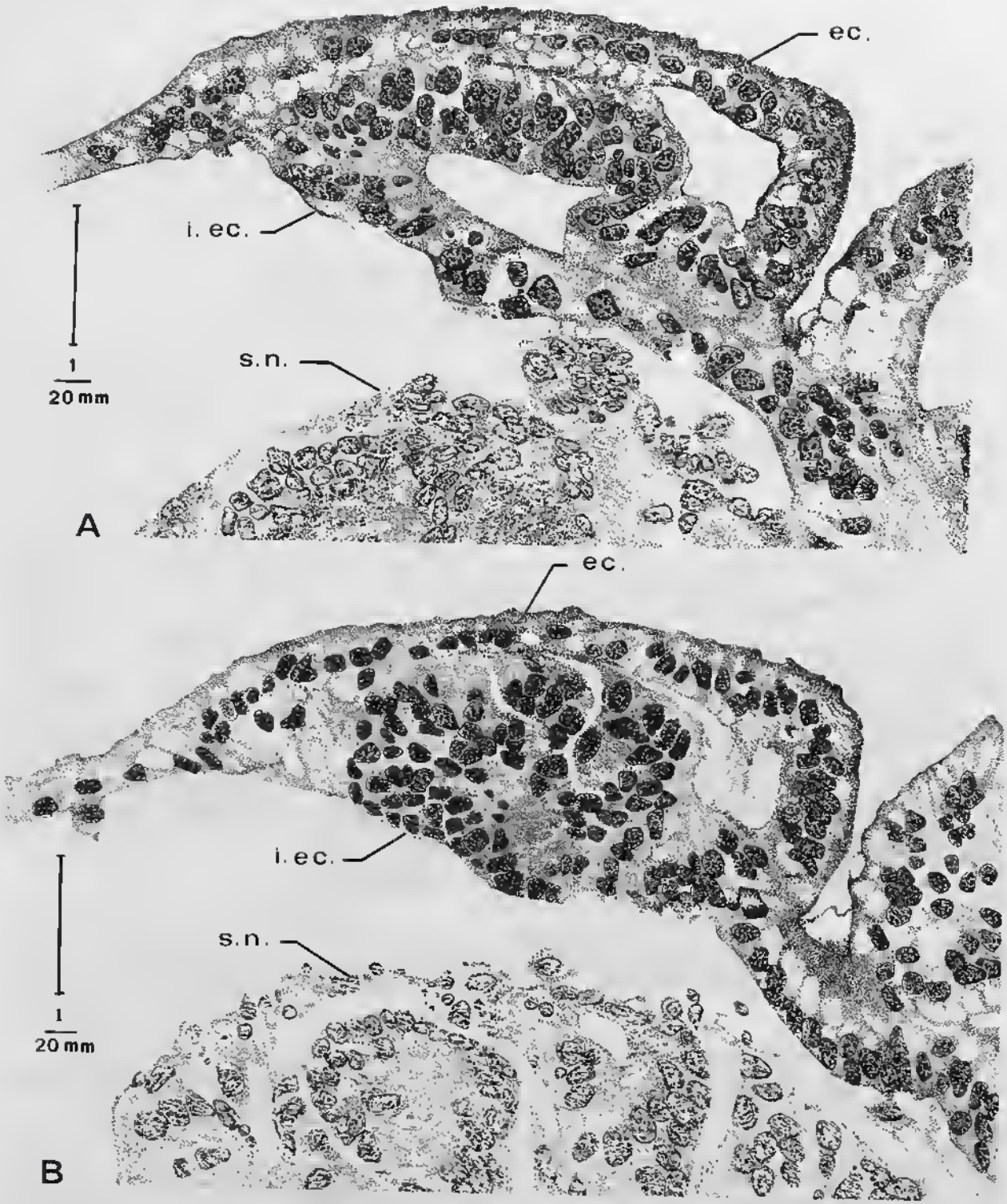


FIG. 1 à 5. — Développement de l'œil chez *Pachylus quinamavidensis*.

FIG. 1, A et B. — Reconstitution histologique, coupes sériées. Section transversale d'un embryon montrant l'invagination ectodermique. Phase IV, Inversion de l'embryon.

ec. ectoderme ; i.ec. invagination ectodermique ; s.n. système nerveux.

Source : MNHN, Paris

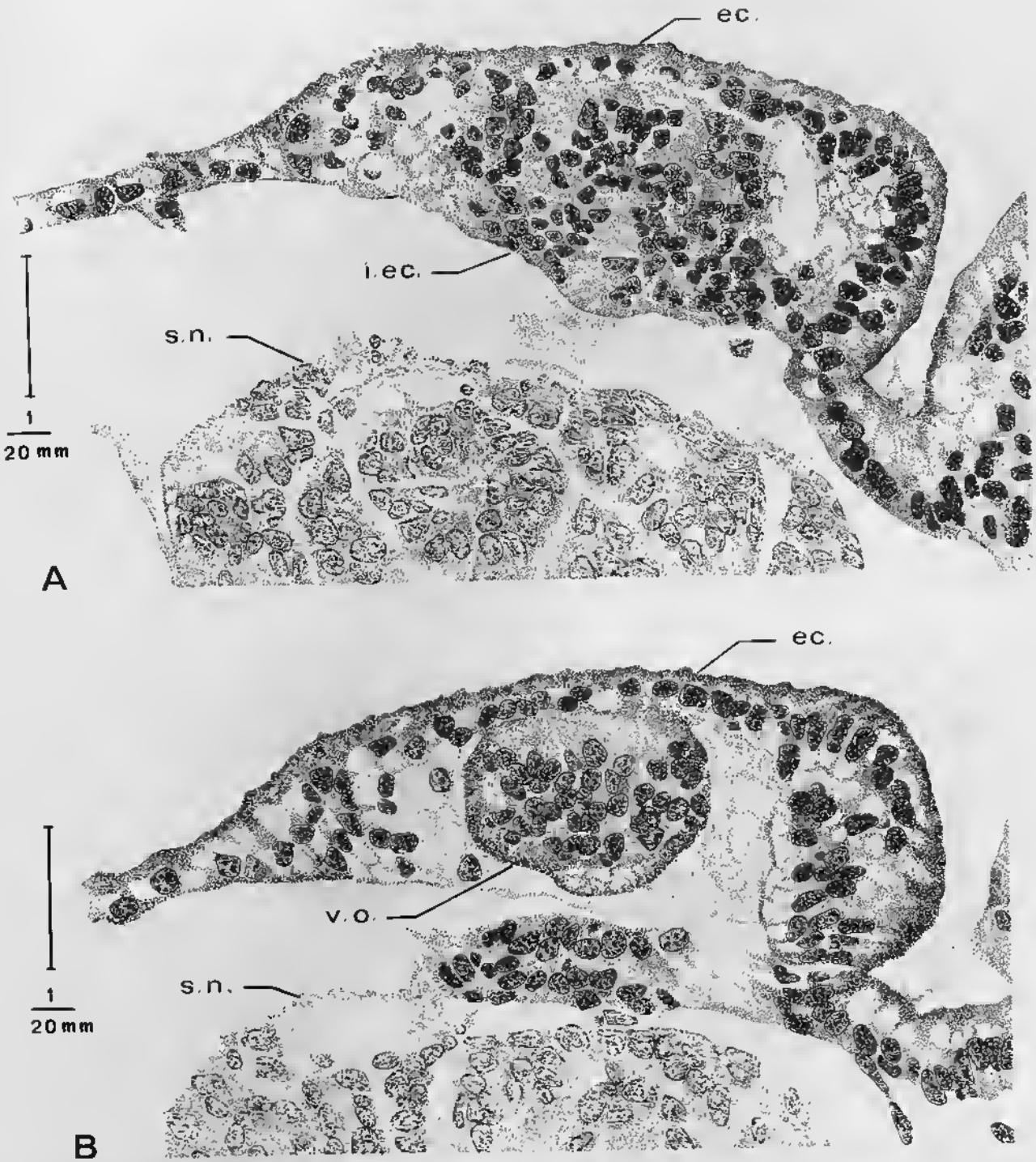


FIG. 2, A et B. — Reconstitution histologique, coupes sériées. Section transversale d'un embryon montrant l'invagination ectodermique et l'organisation de la vésicule optique. Phase IV, Inversion de l'embryon.

ec. ectoderme ; s.n. système nerveux ; v.o. vésicule optique ; i.ec. invagination ectodermique.

Source : MNHN, Paris

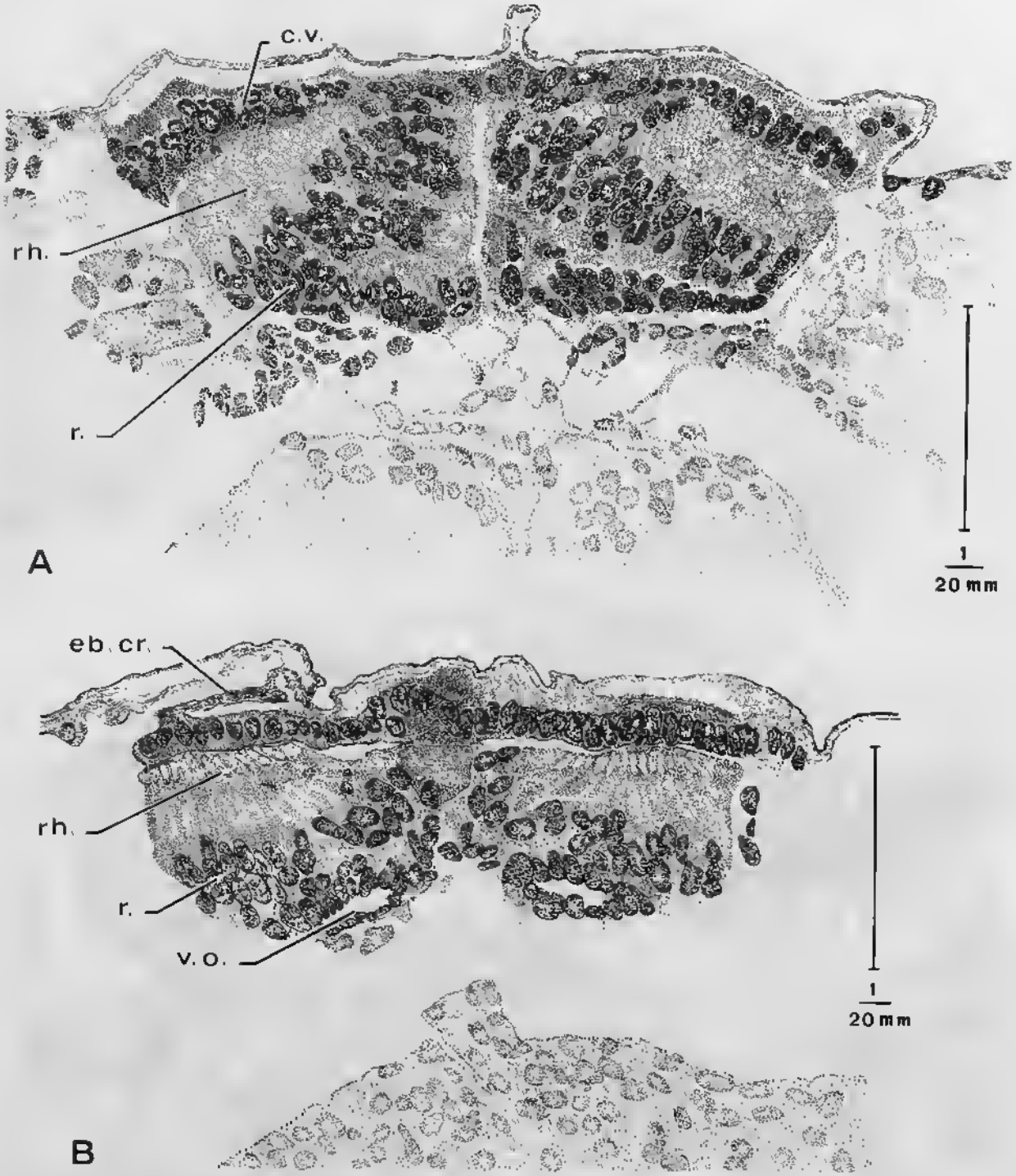
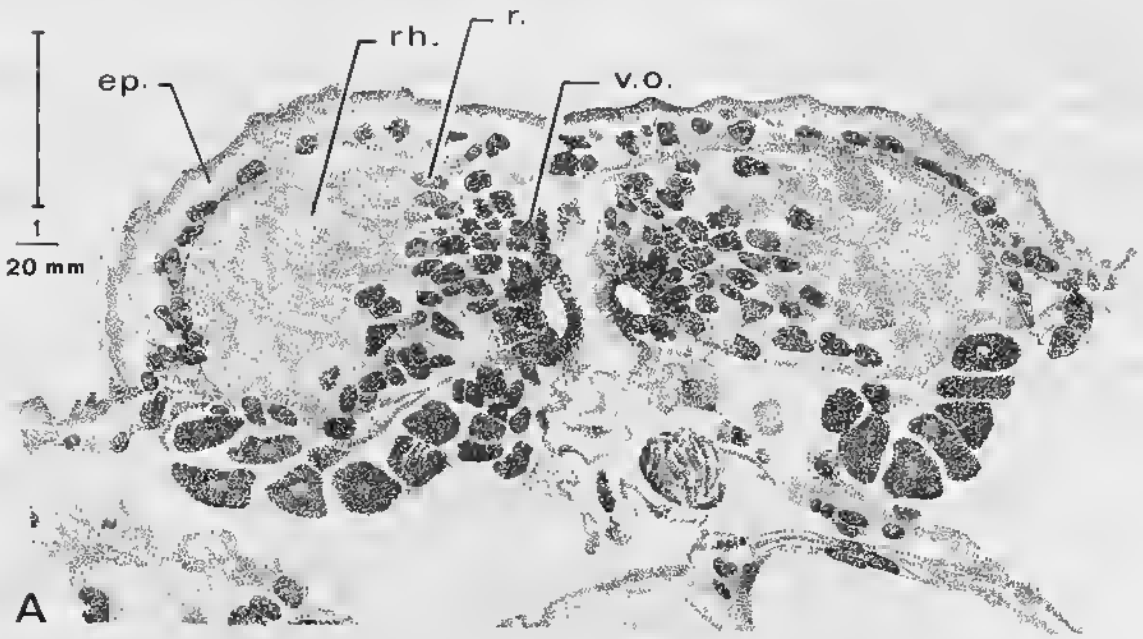


FIG. 3, A et B. — Reconstitution histologique, coupes sériées. Phase V, Organogenèse larvaire. Section transversale d'un embryon montrant la différenciation de la rétine et l'ébauche du cristallin.

c.v. corps vitré ; rh. rhabdome ; r. rétine ; eb.cr. ébauche cristallin ; v.o. vésicule optique.

Source : MNHN, Paris



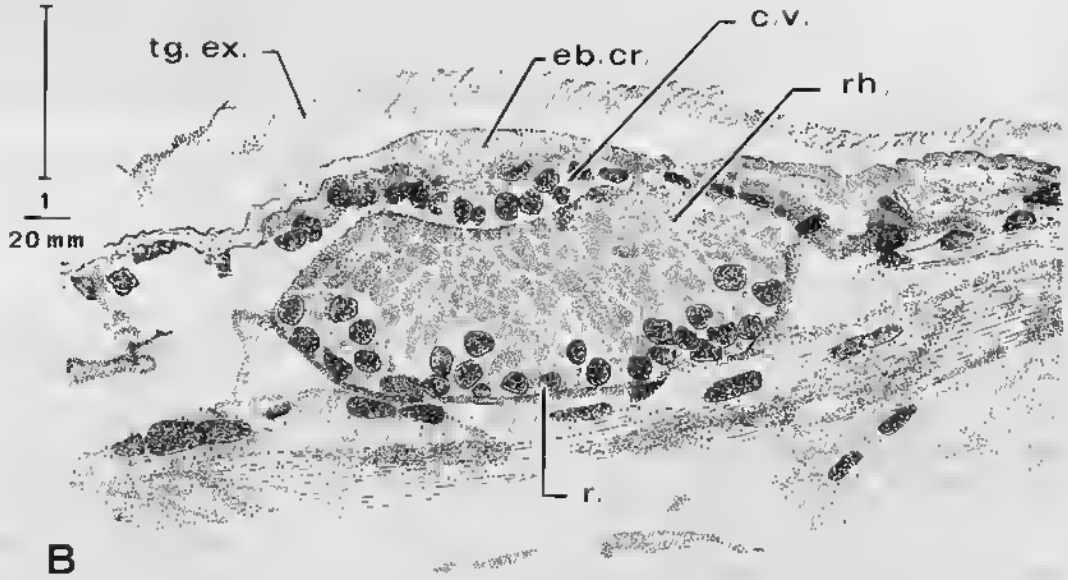


FIG. 4, A et B. — Reconstitution histologique, coupes sériées. Phase V, Organogenèse larvaire.

A. Section transversale d'un embryon montrant la disposition de la vésicule optique et l'accroissement de la rétine.

B. Section transversale qui montre l'accroissement de l'ébauche du cristallin et le rejet du premier tégument embryonnaire.

v.o. vésicule optique ; r. rétine ; rh. rhabdome ; ep. épiderme ; c.v. corps vitré ; eb.cr. ébauche cristallin ; tg.ex. décollement premier tégument.

Source : MNHN, Paris

Au cours de la IV[e] phase du développement embryonnaire, phase d'inversion de l'embryon située entre le 13[e] et le 21[e] jour, se forment les premiéres ébauches de l'œil, visibles à travers le chorion transparent et appelées replis oculaires.

Chez *P. quinamavidensis* les deux replis oculaires commencent à se différencier sur la plaque céphalique, au stade IV 2 ; ces replis en forme de croissant sont dépigmentés.

Sur coupes histologiques, les premiéres ébauches de l'œil apparaissent comme une profonde invagination de l'ectoderme. Cette invagination reste tout d'abord en continuité avec l'ectoderme ; par la suite, elle se sépare et forme un massif cellulaire entouré dans sa partie dorsale ainsi que latéralement par l'ectoderme.

Le massif cellulaire ectodermique ainsi formé renferme une cavité en position ventrale qui constitue la vésicule optique primitive.

L'étude photonique et ultrastructurale (Muñoz-Cuevas, 1974 a et b) nous a permis de mettre en évidence ses caractéristiques cytologiques et son rôle comme centre de différenciation de la rétine. Les cellules épidermiques qui la forment, sécrètent à l'intérieur de la cavité une substance qui prend la forme de membranes plus ou moins enroulées, mais qui ne constituent pas de cytomembranes.

Cette sécrétion dans la vésicule optique a lieu en même temps que la sécrétion épidermique du premier tégument embryonnaire. Par son origine comme par ses caractéristiques cytologiques, cette sécrétion est de type tégumentaire.

Les fréquentes mitoses observées au niveau des assises qui entourent la cavité de la vésicule confirment le rôle de centre de différenciation de la rétine. En effet, les cellules visuelles se développent à partir des vagues de mitoses de la vésicule optique.

À partir d'une ébauche ectodermique s'organise donc une vésicule optique embryonnaire avec un type cellulaire épidermique, cette vésicule joue le rôle de centre de différenciation de la rétine.

La V[e] phase du développement embryonnaire chez *P. quinamavidensis*, phase d'organogenèse larvaire, s'étend du 22[e] au 29[e] jour. Au cours de cette phase s'effectue la différenciation de l'œil. La différenciation de la rétine chez *P. quinamavidensis* commence le 22[e] jour. L'activité mitotique de la vésicule optique donne les premières cellules de la rétine qui s'organisent par quatre pour former un rhabdome. Les observations de la cellule visuelle au microscope électronique montrent, en effet, pendant les premières 24 heures de la V[e] phase, le début de la différenciation du rhabdome (Muñoz-Cuevas, 1973, et Juberthie et Muñoz-Cuevas, 1973).

Pendant cette phase, la rétine se présente tout d'abord comme une cupule assez large, formée de cellules qui croissent en hauteur. La croissance est manifeste dans la région apicale de la cellule au niveau du rhabdomère, qui constitue comme une fine trame assez serrée et orientée vers l'épiderme. Suivant l'orientation de la coupe, le rhabdome apparaît comme une fine trame perpendiculaire en section para-sagittale ou prend l'aspect d'un fin pointillé en section transversale.

Au cours de la croissance et de la différenciation, de nouvelles cellules de la rétine, la morphologie et la disposition générale de cet organe changent. La cupule, assez ouverte dorsalement, prend imperceptiblement une forme pyriforme allongée. Par ce changement de position dans l'espace, la base de la rétine gauche tend à rejoindre la base de la rétine droite. Sur les coupes frontales, les deux rétines apparaissent comme deux sacs allongés revêtus par l'épiderme avec un rhabdome presque en position horizontale et avec les deux vésicules optiques se faisant face, au fond de la rétine.

Au cours des derniers jours de cette phase, les cellules épidermiques qui recouvrent la rétine commencent à différencier le corps vitré. Celui-ci se présente d'abord comme un épaississement de l'épiderme ; les cellules qui le forment possèdent un noyau basal et se disposent verticalement par rapport aux rhabdomes, elles sont séparées de la rétine par la membrane prérétinienne.

Les premiers signes de différenciation du cristallin apparaissent à la fin de la phase d'organogenèse larvaire. Tout d'abord, la sécrétion du corps vitré renfermant une structure lamellaire apparaît comme une petite masse allongée qui croît assez rapidement.

Les premiers signes de différenciation des fibres nerveuses et de l'organisation de ces fibres en un nerf optique apparaissent vers le 25[e] jour chez *Pachylus*.

Source : MNHN, Paris

Le cristallin croît assez rapidement pendant la phase larvaire et au moment de l'éclosion, l'appareil dioptrique et la partie sensorielle de l'œil sont fonctionnels.

Chez la larve et surtout chez la première nymphe, la disposition spatiale de la vésicule optique change. Elle se retrouve déplacée vers le plan sagittal de l'animal au fond de la rétine. Ce déplacement de la vésicule est consécutif à la croissance de la rétine et à l'orientation du rhabdome vers le corps vitré.

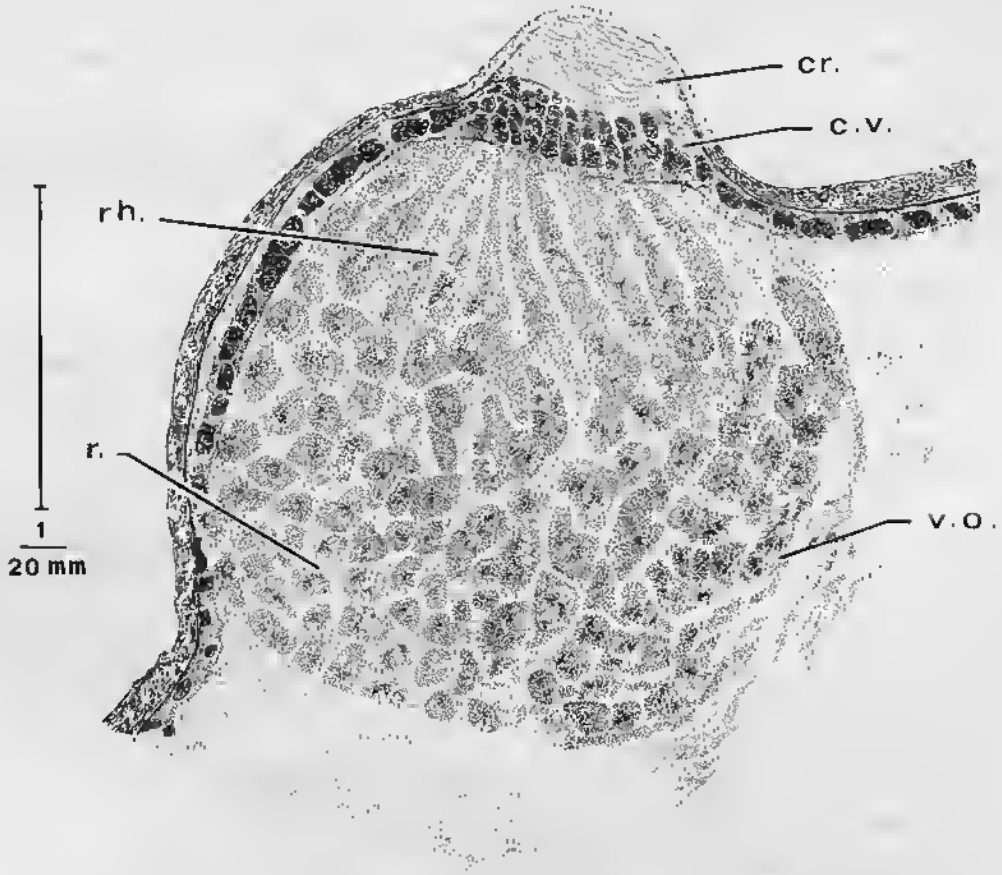


FIG. 5. — Section transversale de l'œil de la larve chez *Pachylus quinamavidensis*.
cr. cristallin.

2. — DÉVELOPPEMENT DE LA PIGMENTATION DE L'ŒIL CHEZ *Pachylus quinamavidensis, Acanthopachylus aculeatus* ET *Discocyrtus cornutus*.

La pigmentation de l'œil est un des caractères morphologiques qui permet de suivre le développement de cet organe. Chez les Gonyleptidae, le pigment oculaire ne diffère pas par sa couleur du pigment tégumentaire.

Le pigment de couleur brune commence à se déposer au début de la phase V, le 21e jour de développement. Tout d'abord, le pigment semble se disposer irrégulièrement sur la surface oculaire, qui semble divisée en deux aires, l'une supérieure, faiblement pigmentée, l'autre inférieure, plus fortement colorée.

Lors des premières 24 heures, les surfaces oculaires seules sont pigmentées. 24 heures plus tard,

Source : MNHN, Paris

la pigmentation du corps débute et la surface oculaire apparaît plus fortement colorée. La surface oculaire supérieure moins pigmentée se réduit et tend à devenir une zone interne plus claire.

Dans l'épiderme du prosoma, le pigment se dépose autour des yeux. Ceux-ci sont entourés par deux petites zones pigmentées du bord antérieur du prosoma, et derrière par deux zones peu délimitées des bords antérieurs des coecums.

Au cours du développement le pigment oculaire fonce et, de brun clair au début, il devient très foncé. La distribution du pigment sur la surface oculaire change aussi et la moitié interne de l'œil apparaît comme une zone claire traversée par des traînées de pigment foncé.

Dès le 28e jour, le cristallin se différencie sous forme d'une zone claire transparente près du bord externe de l'œil.

La pigmentation oculaire s'accentue au stade larvaire avec foncement de la couleur. Du bord antérieur des yeux partent deux bandes pigmentées vers le bord antérieur du prosoma. La pigmentation du corps s'accentue et de chaque côté des yeux, il y a deux zones bien pigmentées qui correspondent à l'emplacement des glandes odorantes.

B. — DÉVELOPPEMENT DE L'ŒIL CHEZ LES ISCHYROPSALIDAE

1. — Développement de l'œil chez *Ischyropsalis luteipes*.

Le développement de l'œil chez les Ischyropsalidae suit les mêmes lignes générales que chez les Gonyleptidae. Nous n'indiquerons que les traits les plus marquants, la chronologie et certaines données ultrastructurales.

La durée du développement embryonnaire chez *Ischyropsalis luteipes* à 11,5°C est de 45 jours, la durée moyenne de chacune des phases est la suivante, en concordance avec les données préliminaires établies par Juberthie (1964) :

Phase I : Segmentation : de la ponte au 6e jour.
Phase II : Formation de la bandelette germinative : du 6e au 10e jour.
Phase III : Métamérisation du prosoma : du 10e au 15e jour.
Phase IV : Inversion de l'embryon : du 15e au 25e jour.
Phase V : Organogenèse larvaire : du 25e au 40e jour.
Larve : Du 41e au 45e jour.

Les replis oculaires chez *I. luteipes* se différencient à partir du 18e jour. Sur coupes histologiques les ébauches apparaissent comme un profond repli de l'ectoderme, préalablement épaissi, qui tend en se fermant à s'adosser au protocérébron. Pendant cette phase, exactement comme chez les Gonyleptidae, la vésicule optique embryonnaire s'organise et, dès le début, reste en étroit contact avec le protocérébron. Chez *I. luteipes* les vésicules optiques ont tout d'abord une position interne assez rapprochée l'une de l'autre sur le plan médian. Au fur et à mesure de la différenciation et de la croissance de la rétine, les vésicules optiques divergent et occupent une position basale au fond de la rétine.

Les premiers caractères cytologiques de la différenciation de la cellule visuelle apparaissent au début de la phase V du développement. L'étude de la cellule visuelle au microscope électronique pendant les premières heures de cette phase montre, en effet, le début de la différenciation des microvillosités du rhabdomère.

Pendant la durée de cette phase, la taille de la rétine augmente et le nombre des cellules croît. La cellule visuelle passe rapidement de 13 μ à 19 μ de hauteur pendant les premières 48 heures de la phase V.

Source : MNHN, Paris

FIG. 6 à 9. — Oéveloppement de l'œil chez *Ischyropsalis luteipes*.

FIG. 6, A et B. — Reconstitution histologique, coupes sériées. Section transversale d'un embryon montrant l'invagination ectodermique. Phase IV, Inversion de l'embryon.

i.ec. invagination ectodermique ; s.n. système nerveux.

Source : MNHN, Paris

FIG. 7, A et B. — Reconstitution histologique, coupes sériées. Organisation de la vésicule optique et début de la différenciation de la rétine. Phase V, Organogenèse larvaire.

v.o. vésicule optique ; ec. ectoderme ; s.n. système nerveux ; r. rétine.

Source : MNHN, Paris

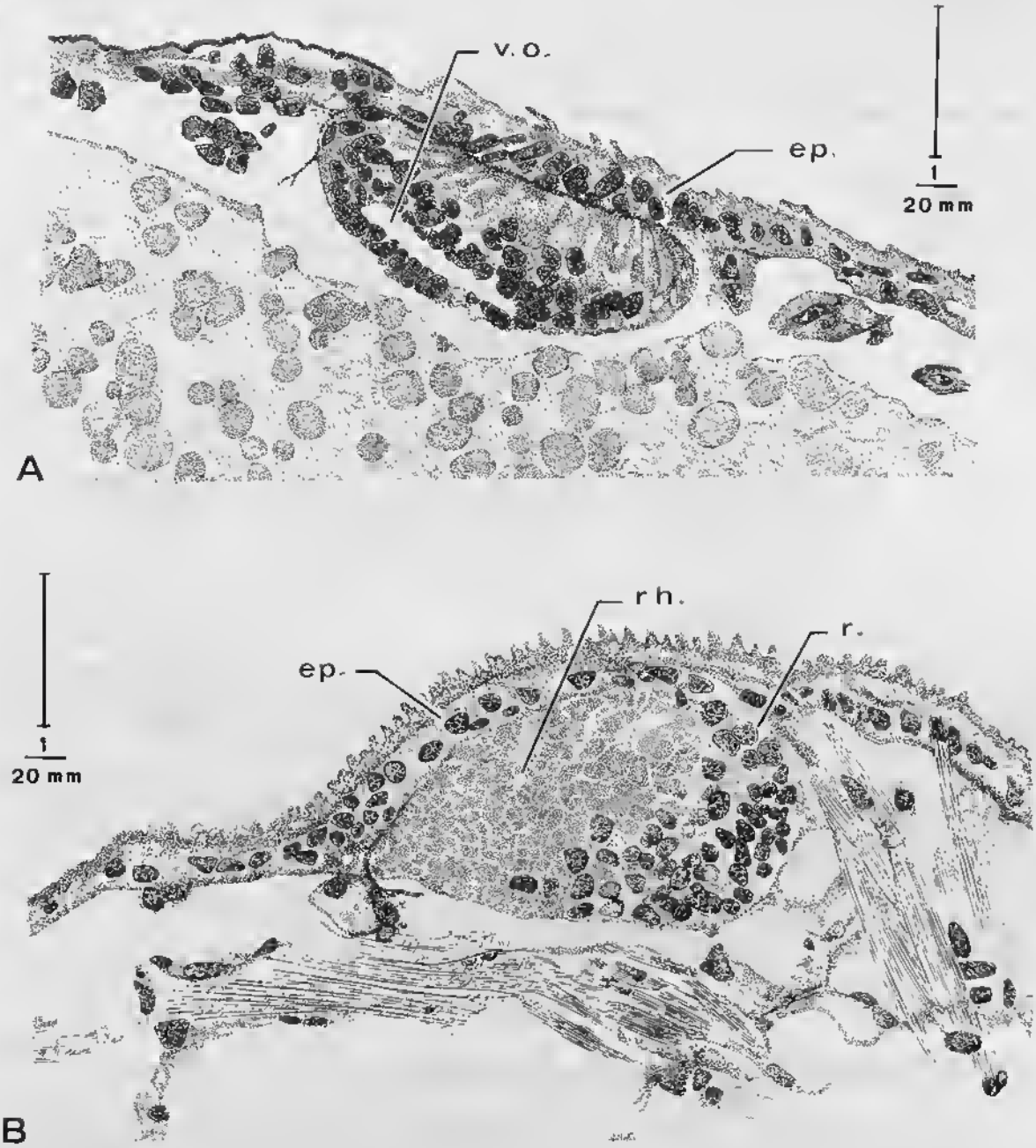


FIG. 8, A et B. — Reconstitution histologique, coupes sériées. Différenciation et accroissement de la rétine au cours de la phase V. Organogenèse larvaire.

r. rétine ; rh, rhabdome ; ep. épiderme ; v.o. vésicule optique.

Source : MNHN, Paris

Le rhabdome, pendant cette phase, s'organise et s'oriente. Au microscope électronique, il est possible d'observer la différenciation des fibres nerveuses de la cellule visuelle vers le 28e jour du développement. Ces fibres groupées ne forment à ce stade que de fins filets du nerf optique. Le début de la différenciation du corps vitré commence le 30e jour du développement. Ces cellules ont un noyau basal et se disposent verticalement au rhabdome. Les premiers signes de la différenciation du cristallin sont présents au 34e jour. Le cristallin apparaît tout d'abord comme une petite masse allongée sur le corps vitré. Il croît assez rapidement pendant le reste de cette phase.

Pendant la phase larvaire, la rétine continue à grandir ; le corps vitré croît en hauteur et le cristallin prend la forme biconvexe qui se rapproche de sa forme définitive.

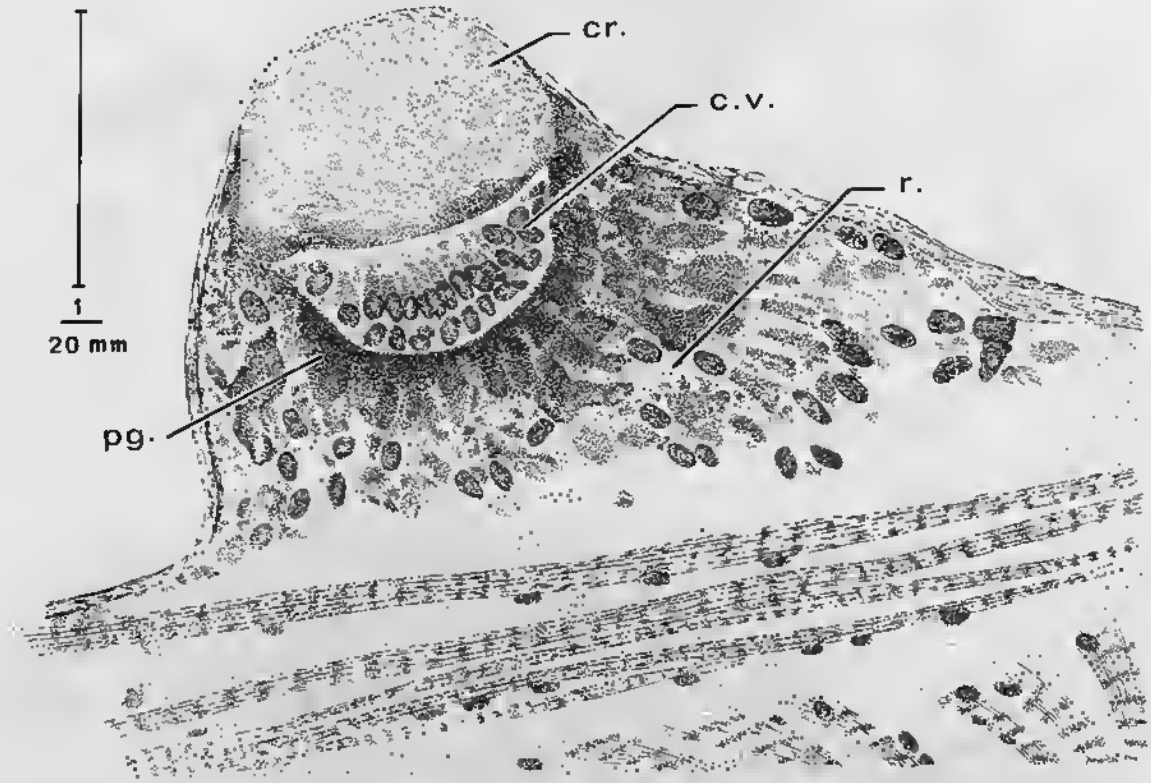


FIG. 9. — Section transversale de l'œil de la larve à l'éclosion chez *Ischyropsalis luteipes*.
r. rétine ; pg. pigmentation ; c.v. corps vitré ; cr. cristallin.

2. — DÉVELOPPEMENT DE L'ŒIL CHEZ *Ischyropsalis pyrenaea*.

Étant donné les difficultés pour obtenir la reproduction de cette espèce cavernicole en élevage, son faible nombre de pontes et le nombre réduit des œufs qui arrivent à l'éclosion (approximativement 10 %), je ne donnerai dans cette étude que la chronologie des phases du développement embryonnaire. La durée moyenne du développement embryonnaire chez *I. pyrenaea* à 9°C est de 76 jours.

Phase I et II : 25 jours.
Phase III : Métamérisation du prosoma : du 25e au 30e jour.

Source : MNHN, Paris

Phase IV : Inversion de l'embryon : du 30e au 45e jour.
Phase V : Organogenèse larvaire : du 45e au 69e jour.
Larve : Du 69e au 76e jour.

Les replis oculaires se différencient au 38e jour et la différenciation du cristallin commence au 44e jour.

3. — Développement de la pigmentation de l'œil chez *Ischyropsalis Luteipes* et *I. pyrenaea*.

La forme de la surface oculaire chez *I. luteipes* varie au cours du développement. Elle passe d'une forme sub-sphérique aux stades V_1 et V_2 (24 à 28 jours) à une forme rectangulaire allongée au stade V_3 (29 à 31 jours) ; elle prend la forme globuleuse au stade V_4 (32 à 36 jours) et devient pyriforme au stade V_5 (37 à 40 jours) ; puis elle se stabilise dans une forme rectangulaire pendant la phase larvaire.

Les différentes aires et zones pigmentées de la surface oculaire épouseront les divers changements de la morphologie au cours du développement.

La couleur de l'œil chez *I. luteipes* change beaucoup entre les premières heures de l'apparition du pigment et l'éclosion. La première manifestation de la pigmentation oculaire est perceptible entre le 24e et le 25e jour du développement (stade V_1). L'aire oculaire apparaît parsemée sur toute sa surface de grains de couleur jaune clair.

Entre le 26e et le 28e jour (stade V_2) la surface oculaire apparaît divisée en deux zones de pigmentation inégale. La zone antérieure qui a la plus grande densité de pigments, est de couleur roux clair, la zone postérieure garde la couleur jaune clair du stade V_1.

Au stade V_3 (29e et 31e jour), la surface oculaire, plus densément pigmentée, montre trois aires de pigmentation : l'aire antérieure et l'aire postérieure interne gardent la couleur roux clair du stade V_2 ; l'aire centrale, qui occupe le milieu de la surface oculaire et fait partie du bord externe, est de couleur brun clair. Cette aire est bordée à l'extérieur par une mince bande rousse.

Au stade V_4 (32e à 36e jour), la surface pigmentée se remodèle et trois aires occupent la surface de l'œil. L'aire antérieure coiffe en quelque sorte le bord antérieur de l'œil et déborde de chaque côté jusqu'au milieu de la surface oculaire. Cette aire antérieure est de couleur roux et brun clair. L'aire centrale évoquée au stade V_3 s'est élargie et a pris la couleur brun foncé. Dans cette aire, penchée vers le bord externe, se différencie le cristallin. L'aire postérieure de forme triangulaire présente une zone pigmentée en roux clair et une zone de transition avec l'aire centrale de couleur roux-brun clair.

Au stade V_5 (37e à 40e jour), deux aires remplissent la surface oculaire. Une aire de couleur brun foncé qui recouvre en grande partie la surface et qui renferme le cristallin qui s'est déplacé vers l'avant et vers l'extérieur. La deuxième aire est une aire périphérique de couleur rousse. Une petite zone de transition roux-brun clair entre ces deux aires se trouve à l'extrémité postérieure de l'œil.

Pendant la phase larvaire (41e au 43e jour), la pigmentation s'accentue et trois aires occupent la surface oculaire. Une aire centrale brun foncé, une aire noire qui entoure le cristallin et une aire périphérique roux-brun clair.

Chez *I. pyrenaea*, les changements de la couleur de la surface oculaire sont moins nets que chez *I. luteipes*.

La pigmentation de la surface oculaire est visible à partir du 45e jour du développement. La surface est tout d'abord régulièrement colorée d'ocre jaune ; postérieurement, elle devient tabac foncé. Le 55e jour deux zones colorées sont visibles ; une aire interne couleur tabac clair et une zone externe tabac rougeâtre. Le 60e jour du développement, la surface oculaire devient grenat avec une bordure violine. Le 64e jour, la surface oculaire a la forme d'un cône de couleur grenat foncé localisé autour du cristallin et s'éclaircissant vers l'extrémité postérieure. Pendant la phase larvaire, la couleur grenat fonce.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

À l'issue de cette étude en microscopie photonique sur le développement embryonnaire de l'œil chez les Opilions, nous rappellerons quelques points intéressants.

1. L'embryogenèse de l'œil chez les Opilions se déroule pendant les trois dernières phases du développement : inversion de l'embryon, organogenèse larvaire et larve.

2. Les replis ectodermiques qui donneront naissance à la vésicule optique se forment pendant la phase d'inversion de l'embryon.

3. La vésicule optique s'individualise et se sépare complètement de l'ectoderme.

4. Les invaginations ectodermiques qui forment la vésicule optique présentent des figures de mitoses décelables dès le début de l'invagination. Il est difficile de donner une orientation spatiale à ces mitoses, elles semblent se produire un peu partout dans le pourtour de la vésicule optique.

Cette activité mitotique de la vésicule optique ainsi que sa morphologie rappellent exactement chez les Opilions les organes neuraux et le processus neuroblastique dans l'embryogenèse du système nerveux (Muñoz-Cuevas, 1973).

Parmi les Arthropodes, l'existence d'un centre de différenciation de l'œil a été reconnue chez plusieurs Insectes, Wolsky (1956), White (1961, 1963), Such (1975) et chez les Araignées par Homann (1971).

5. La vésicule optique conserve la même morphologie pendant tout le développement embryonnaire.

6. Pendant la phase d'organogenèse larvaire, s'effectue la différenciation cellulaire des constituants de l'œil. Les cellules rétinulaires et pigmentaires qui forment la rétine sont les premières à se différencier.

Les premiers signes morphologiques de la différenciation des axones apparaissent pendant les trois premiers jours de cette phase.

La différenciation cellulaire du corps vitré commence à la fin de cette phase et le début de la sécrétion du cristallin marque le commencement de la phase larvaire.

7. La différenciation du pigment dans la rétine donne à la surface de l'œil la couleur caractéristique de chaque espèce étudiée ; brun chez les Gonyleptidae, du jaune au noir chez *Ischyropsalis luteipes* et de l'ocre au grenat foncé chez *I. pyrenaea*.

8. La rétine et l'appareil dioptrique croissent pendant la phase larvaire, et au moment de l'éclosion, l'œil des Opilions est fonctionnel comme le démontrent nos études d'électrophysiologie.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE DE LA DIFFÉRENCIATION CELLULAIRE DE L'ŒIL

A. — DIFFÉRENCIATION CELLULAIRE DE LA RÉTINE

INTRODUCTION

L'étude ultrastructurale du développement de la rétine a été peu pratiquée chez les Arthropodes.

Le premier travail a été réalisé par Waddington et Perry (1960) chez la Drosophile. Ensuite, de nouveaux travaux sur la Drosophile ont été réalisés par Waddington et Perry (1963), et Perry (1968 a, b). En 1973, Trujillo-Cenoz et Melamed ont abordé l'étude de la rétine chez deux espéces de Mouches : *Phaenicia sericata* et *Sarcophaga bullata*. Plus récemment, Such (1975) a présenté un travail assez complet sur la différenciation cellulaire de l'œil composé du Phasme *Carausius morosus*. Dans les groupes zoologiques affinés aux Arthropodes, Eakin (1966) a étudié certains aspects de la différenciation de l'œil chez *Peripatus*, Onychophora.

En ce qui concerne les Arachnides, aucun travail sur la différenciation cellulaire de l'œil n'était connu jusqu'à ce jour.

1. — Ultrastructure de la vésicule optique.

Comme nous l'avons signalé dans le chapitre précédent, la vésicule optique se forme à partir d'une invagination de l'ectoderme céphalique pendant la quatrième phase du développement embryonnaire, phase d'inversion de l'embryon. La cavité de chaque vésicule est entourée par une ou deux assises cellulaires.

a) *Caractéristiques cellulaires de la vésicule optique.*

Les cellules qui composent la vésicule optique ont le caractère des cellules embryonnaires, c'est-à-dire de cellules indifférenciées, dont les noyaux occupent presque la totalité de la cellule.

Chez les Gonyleptidae, les cellules se disposent plus ou moins régulièrement en deux assises, une assise externe et une assise interne. Les cellules de l'assise externe mesurent entre 9 et 13 μ ; leurs noyaux, dont la taille varie de 6 à 9 μ, ne laissent qu'une étroite marge de cytoplasme. La membrane nucléaire montre de nombreux points de connection avec le réticulum endoplasmique. La chromatine se dispose de façon irrégulière soit en amas attachés à la membrane nucléaire, soit en amas indépendants non reliés les uns aux autres, à l'intérieur du noyau.

Source : MNHN, Paris

Le cytoplasme de la cellule périphérique est riche en ribosomes libres et en polysomes ; il présente quelques mitochondries avec une matrice dense aux électrons, et un appareil de Golgi. Le réticulum endoplasmique rugueux n'est pas abondant. Quelques cellules possèdent des amas de glycogène formés de particules α en rosettes, et des particules β ; elles renferment également quelques microtubules.

L'assise cellulaire interne se dispose perpendiculairement à l'assise précédente. Les cellules qui forment cette assise sont coniques, leur base est en contact avec les cellules périphériques et leur partie apicale constitue le bord de la cavité de la vésicule.

Les cellules de cette assise mesurent environ 14 μ. Le noyau occupe une position basale. Le cytoplasme présente une grande quantité de ribosomes libres et de polysomes. L'appareil de Golgi, très actif, sécrète une substance en forme de grains denses aux électrons. Les mitochrondries, assez abondantes, occupent une position médiane et apicale. Les microtubules sont abondants et orientés suivant l'axe de la cellule ; ils accompagnent la sécrétion golgienne.

Les microvillosités du bord apical de la cellule forment le bord de la cavité. La sécrétion golgienne s'achemine vers le bord apical de la cellule et est déversée dans la cavité de la vésicule. À l'intérieur de la cavité, aux premiers stades du développement, la sécrétion prend un aspect granulo-filamenteux.

Des desmosomes et des jonctions septées relient les cellules entre elles, dans leur région apicale.

La disposition en deux assises cellulaires de la vésicule optique est mieux organisée chez les Gonyleptidae que dans les autres familles étudiées. La taille de la vésicule optique diminue au cours du développement ; chez les Gonyleptidae étudiées, aux premiers jours de son organisation elle atteint la taille de 150 μ de long sur 68 μ de large ; à la fin de la phase d'organogenèse larvaire, elle ne mesure plus que 54 μ de long sur 36 μ de large.

Chez les espéces d'Ischyropsalidae étudiées, la vésicule optique est plus petite que chez les Gonyleptidae. Au début du développement d'*I. luteipes*, elle mesure 81 μ de long sur 36 μ de large, et à la fin de la phase d'organogenèse larvaire, elle n'atteint que 50 μ de long sur 36 μ de large.

Chez les Ischyropsalidae, la vésicule est formée fondamentalement d'une seule assise cellulaire. Les caractéristiques cytologiques sont les mêmes que pour l'assise interne des Gonyleptidae. Il est nécessaire de signaler une différence avec les Gonyleptidae : parmi les cellules qui entourent la cavité, il y a des cellules sombres et des cellules claires. Les premières sont en petit nombre et doivent leur aspect à la densité des organites cellulaires, particuliérement à celle des ribosomes et des polysomes.

La taille des cellules de la vésicule optique chez *I. luteipes* varie entre 6 et 11 μ.

b) *Structure de la sécrétion de la vésicule optique.*

Un des aspects cytologiques les plus marquants de la vésicule optique est l'évolution de la structure de la sécrétion à l'intérieur de la cavité.

Tout au début, la sécrétion a un aspect granulo-filamenteux et elle est distribuée de façon homogène dans la cavité. Il est possible d'observer quelques condensations irrégulières dans la trame des filaments ; ces condensations mesurent environ 0,6 μ de diamètre.

Postérieurement, au cours de la phase d'organogenèse larvaire, la sécrétion à l'intérieur de la cavité de la vésicule se transforme en membranes enroulées sans ordre apparent. Ces membranes occupent presque entièrement la cavité, laissant libres seulement les bords de celle-ci, où le nouveau matériel de sécrétion se déverse.

Quelques membranes ainsi enroulées forment des cavités remplies de sécrétion granulo-filamenteuse.

Le diamètre de ces membranes est de l'ordre de 70 Å. En dépit de l'aspect de ces structures membranaires et de leur épaisseur, ces membranes ne sont pas des cytomembranes, mais correspondent probablement à une structure de synthèse de la sécrétion épidermique.

Source : MNHN, Paris

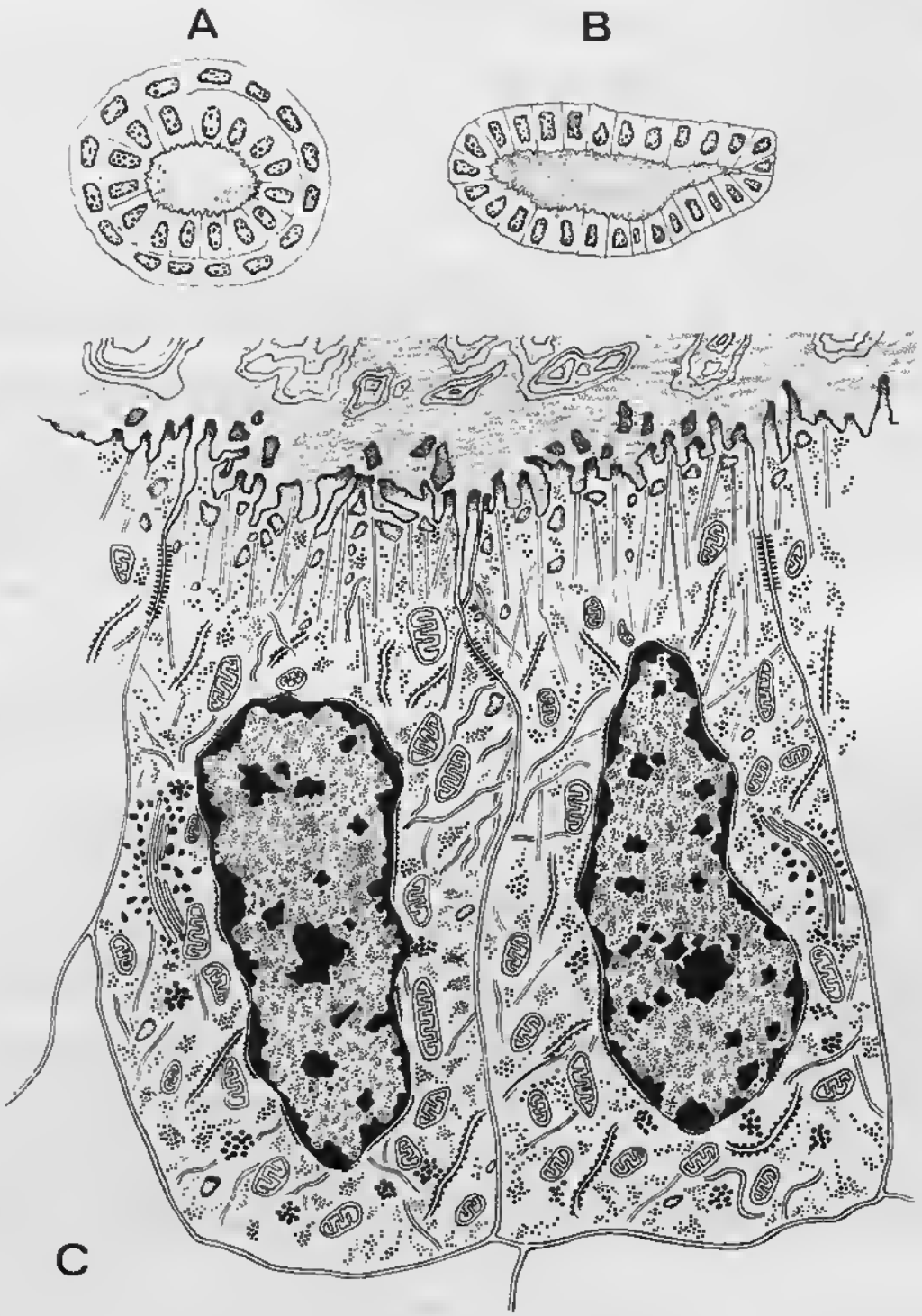


FIG. 10. — Schémas de la vésicule optique.

A. — Schéma de la vésicule optique chez *Achanthopachylus aculeatus*.

B. — Schéma de la vésicule optique chez *Ischyropsalis luteipes*.

C. — Détail schématique de deux cellules de la vésicule optique chez *Ischyropsalis luteipes* et partie de la cavité de la vésicule remplie de sécrétion.

Source : MNHN, Paris

c) *Divisions cellulaires dans la vésicule optique.*

Le caractère fondamental de la vésicule optique est le pouvoir de division que possèdent certaines cellules qui la composent et qui confère à la vésicule optique la fonction de centre de différenciation cellulaire de la rétine.

Depuis le moment de l'invagination de l'ectoderme et de la formation des replis qui forment la vésicule optique, une intense activité mitotique est décelable dans les replis. Une fois la vésicule optique détachée de l'ectoderme, ces mitoses se retrouvent un peu partout dans le pourtour de la vésicule, sans jamais former un axe de division.

Il est fort probable que les divisions cellulaires que nous voyons dans les replis ectodermiques au cours de l'invagination, sont des multiplications banales liées à l'accroissement de l'ébauche de la vésicule. Par contre, les mitoses que nous observons dans la vésicule optique détachée de l'ectoderme correspondent certainement aux mitoses différentielles de la rétine.

Les fuseaux mitotiques, pour les divisions banales, ne possèdent pas une orientation définie. Par contre, dans certaines divisions différentielles, le fuseau mitotique prend une orientation perpendiculaire à la vésicule optique ; dans d'autres cas, il est parallèle à la vésicule.

Vouloir établir une courbe exprimant les variations de la fréquence des mitoses s'avère assez difcile, même impossible vu l'épaisseur des coupes sériées. Une estimation approximative de la fréquence permet de noter deux périodes de grande activité mitotique ; la première est décelable au moment de la formation des ébauches de la vésicule ; la deuxième période s'étale autour des 100 premières heures d'activité de la vésicule optique. Après cette deuxiéme période, on ne trouve plus que quelques mitoses.

Discussion.

Chez les Arthropodes, l'existence d'un centre de différenciation de la rétine a été reconnue dans plusieurs groupes d'insectes, Wolsky (1956), White (1961-63), Such (1975).

Chez les Arachnides, par contre, les travaux de Locy (1886) sur *Agelena noevia*, de Schimkewitsch (1906-11) sur *Telyphonus* et sur les Araignées tetrapneumones, puis celui de Homann (1971) sur les Araignées, ne font pas ressortir clairement ce concept de centre de différenciation de la rétine.

En outre, pour les auteurs dernièrement cités, chaque repli ectodermique donnerait naissance dans sa partie profonde à la rétine et dans sa partie superficielle à l'appareil dioptrique. Cette vision trop simple du phénomène cache l'aspect fondamental de l'embryogenèse de la rétine des Opilions, à savoir que la vésicule optique s'individualise en se séparant de l'ectoderme et pour ne donner naissance qu'à la rétine. L'ectoderme qui recouvre cette vésicule se différenciera ensuite pour donner la cellule vitrée, responsable de la sécrétion du cristallin.

Il est possible de faire un rapprochement entre la formation des structures membranaires à l'intérieur de la cavité de la vésicule optique et celle de certaines membranes endocuticulaires présentes dans les téguments des Arthropodes, Bouligand (1965), Charagozlou Van Ginneken et Bouligand (1973) et Bouligand (comm. pers.).

Par son origine ectodermique, par sa morphologie générale, par sa structure cytologique et par son rôle de sécrétion, comme par sa fonction fondamentale de centre de différenciation, la vésicule optique est à homologuer à des organes neuraux au cours de l'organogenèse du système nerveux chez les Opilions (Muñoz-Cuevas, 1969-73).

Conclusions.

La vésicule optique représente le centre de différenciation cellulaire de la rétine.

La vésicule optique diminue légérement de taille au cours du développement embryonnaire mais n'involue pas complétement.

Source : MNHN, Paris

La structure de la sécrétion de la vésicule optique change au cours du développement ; elle commence comme une sécrétion d'aspect granulo-filamenteux, puis devient postérieurement membranaire.

La nature de la sécrétion est de type épidermique.

La vésicule optique est l'homologue des organes neuraux des Opilions.

2. — Différenciation cellulaire du photorécepteur.

Introduction.

Comme nous l'avons signalé dans l'introduction générale de ce chapitre, les travaux ultrastructuraux sur la différenciation du photorécepteur des Arthropodes ont été réalisés fondamentalement chez les Insectes.

Pour certains aspects de la différenciation, comme par exemple dans la différenciation du rhabdomère, les résultats de ces travaux ne sont pas concordants.

Ces différences sont dues principalement à l'âge du matériel et à la méthodologie suivie ; dans le cas précis du rhabdome, elles se sont prêtées à des conceptions évolutives assez différentes.

Nous avons repris l'étude ultrastructurale du photorécepteur stade par stade afin de préciser les données recueillies au cours de nos travaux précédents et avec le souci d'étudier les problèmes que posent l'induction du rhabdome ainsi que l'évolution de certaines structures au cours du développement.

a) *Cellule rétinulaire embryonnaire.*

La différenciation du photorécepteur se déroule pendant la cinquième phase du développement, phase d'organogenèse larvaire. Les cellules issues de mitoses différentielles de la vésicule optique s'engagent dans deux voies : l'une donnera les cellules photoréceptrices, l'autre les cellules pigmentaires.

Pendant les premières 24 heures de la phase V, les cellules qui donneront les futures cellules rétinulaires s'allongent ; cet allongement cellulaire est plus marqué dans la moitié apicale de la cellule. La cellule rétinulaire mesure environ 13 μ ; elle présente un noyau basal de 5 à 6 μ et un cytoplasme fort dense.

L'allongement de la cellule pendant ces premières heures lui donne un profil aigu aux extrémités, laissant deux zones de plus grande largeur : la région du noyau, et la région sous-apicale qui différenciera les microvillosités du rhabdomère.

Le cytoplasme de la cellule a une densité toute particulière, due principalement à la quantité de ribosomes libres et de polysomes. La distribution des ribosomes est assez régulière. Le réticulum endoplasmique rugueux est abondant et de nombreux points d'attache avec la membrane nucléaire sont à signaler. Le réticulum endoplasmique lisse n'est pas abondant.

L'appareil de Golgi, qui a une position périnucléaire, est très actif. D'abondantes mitochondries se retrouvent dans tout l'ensemble du cytoplasme.

À proximité du Golgi, des corps denses et de taille variable, sont visibles. Quelques grains de pigment en cours de différenciation se disposent tout au long du cytoplasme.

À ce stade du développement, la présence du centriole dans la partie sous-apicale de la cellule est facilement décelable.

b) *Différenciation du rhabdome et induction ciliaire.*

Chez les Opilions, la rétinule est formée par quatre cellules : trois cellules périphériques et une cellule centrale. Les rhabdomères de ces quatre cellules s'accolent et forment ainsi un rhabdome fermé chez l'adulte.

Chez l'embryon d'*Ischyropsalis luteipes* au stade V_1, les quatre cellules d'une rétinule sont dis-

Source : MNHN, Paris

posées autour d'une cavité centrale. À la suite de l'allongement cytoplasmique survenu pendant les premières 24 heures, ces quatre cellules s'accolent par leur moitié sous-apicale, laissant entre elles une cavité où se projetteront les microvillosités du rhabdome. Cet espace sous-apical, formé par les quatre cellules rétinulaires, représente la cavité rhabdomérique embryonnaire.

L'allongement cytoplasmique est accompagné par un léger changement du volume de la région sous-apicale de la cellule. Dans cette zone le cytoplasme de la cellule rétinulaire est fort dense ; il renferme un grand nombre de ribosomes libres et de polysomes, de citernes du réticulum endoplasmique rugueux, de mitochondries, des grains de pigment en formation, des microtubules et le centriole (un diplosome).

Le premier signe ultrastructural de la différenciation du rhabdome est la formation de fines microvillosités formées par des évaginations de la membrane interne de chaque cellule rétinulaire. Le diamètre moyen de ces fines microvillosités est de l'ordre de 600 Å et leur longueur maxima est de l'ordre de 0,5 μ.

L'étude systématique des sections tranversales, au niveau sub-apical de la cellule pendant les premières 80 heures du développement du rhabdome (stades V_1-V_2-V_3-V_4), nous a permis de suivre les modifications ultrastructurales des microvillosités et d'analyser le rôle du centriole pendant le déroulement de ce phénomène.

Les microvillosités qui se projettent ainsi dans la cavité rhabdomérique pendant les 24 heures (V_1) ne sont pas toutes semblables ni régulières. Certaines sont ramifiées, et leur longueur va du simple au double ; quelques-unes présentent de légères boursouflures de la membrane.

Chaque microvillosité présente à l'intérieur un microtubule de 140 Å qui joue vraisemblablement un rôle structural de soutien durant les premières heures de la différenciation.

Parmi les microvillosités qui se forment au stade V_1, il y en a une d'un plus grand diamètre, 2.000 Å environ. Cette microvillosité se projette dans la cavité rhabdomérique exactement comme les autres qui sont plus fines.

L'étude des sections transversales au niveau de la formation de cette plus grosse microvillosité nous montre qu'elle est placée dans le même plan que le centriole distal. En effet, la cellule rétinulaire renferme un diplosome, formé par deux centrioles en position perpendiculaire l'un par rapport à l'autre.

Le centriole distal se trouve à proximité du bord interne de la cellule et est orienté suivant le même axe que la grosse microvillosité.

L'étude des coupes sériées montre que le centriole distal envoie des microtubules dans une microvillosité de plus fort diamètre que les autres. Des tubules de chaque triplet, probablement des deux externes seulement, partent de longs microtubules qui s'engagent et parcourent la microvillosité. Ces microtubules centriolaires ont un diamètre moyen de 180 Å, plus faible que celui des microtubules épars dans le cytoplasme qui mesurent 300 Å. Aucune racine ciliaire n'a été détectée.

Certains plans de coupe favorables permettent de déceler la continuité entre les microtubules ciliaires et le centriole distal, d'autres plans permettent de voir la disposition spatiale du diplosome et le rapport entre le centriole distal et la microvillosité élargie.

Le centriole dans la cellule rétinulaire apparaît comme un petit cylindre creux de 0,15 à 0,20 μ de diamètre et de 0,30 μ de longueur. Son axonème est de type 9 + 0 ; les neuf triplets sont disposés de façon hélicoïdale par rapport à l'axe longitudinal. Ces triplets sont entourés sur presque toute leur longueur d'une matrice dense aux électrons et de faible épaisseur.

Neuf masses denses, irrégulières, sont disposées sur la périphérie de la partie apicale du centriole ; elles correspondent aux satellites péricentriolaires. Une masse dense aux électrons, sub-sphérique, hétérogène, est présente dans la lumière du centriole en position sub-apicale.

Cette organisation structurale du centriole et la relation qu'il établit avec la microvillosité élargie ne durent que 48 heures (Muñoz-Cuevas, 1975 a). En effet, pendant le stade V_3 (de 72 h), le diplosome reste dans la même position spatiale pendant les premières 48 heures, le centriole distal reste en contact avec la membrane interne élargie, mais une dépolimérisation des microtubules ciliaires du centriole distal Cl met fin à la relation avec la microvillosité.

Au stade V_3, une sensible égalisation de la taille et un début d'arrangement spatial des micro-

Source : MNHN, Paris

villosités, sont perceptibles. Les microvillosités au stade V_3 atteignent 0,9 μ de longueur maximum et 1.000 Å de diamètre en moyenne. Les microvillosités ne présentent pas une taille régulière dans toute leur longueur. Les microtubules structuraux de soutien qui sont très nets pendant les premières 48 heures, sont rares au stade de 72 heures. La plupart des microvilli présentent des densifications irrégulières à l'intérieur de la microvillosité.

Dans l'ensemble, ces microvillosités embryonnaires sont encore fort irrégulières et ne remplissent pas complètement la cavité rhabdomérique.

À partir de ces données ultrastructurales, pendant les premières 80 heures de la différenciation du rhabdome, il nous a été possible de construire un modèle cytologique comprenant trois phases au cours desquelles le diplosome est présent (Muñoz-Cuevas, 1975).

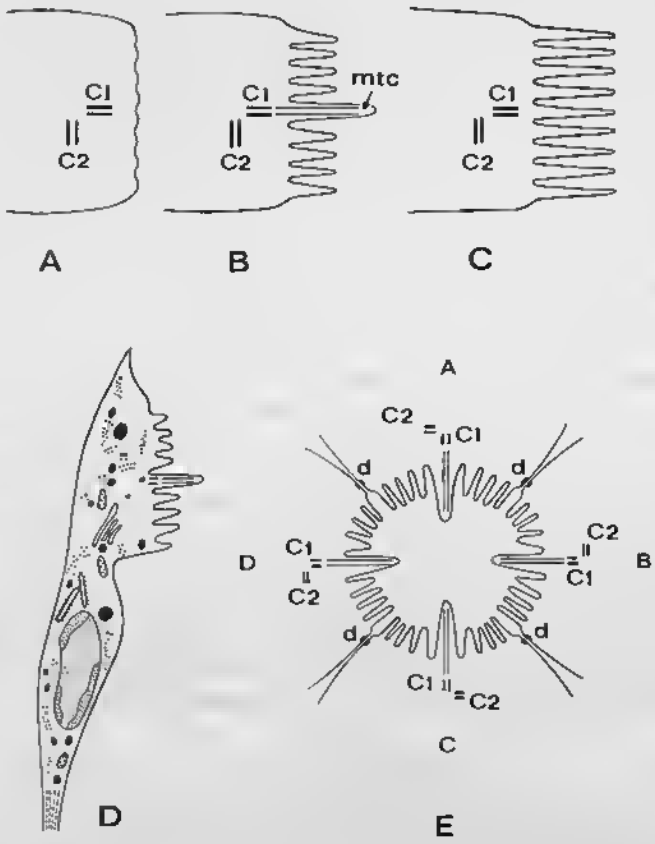


FIG. 11. — Représentation schématique du modèle ciliaire du développement du photorécepteur chez *Ischyropsalis luteipes*.

A, B, C. — Schéma de coupes transversales au niveau du rhabdome de la cellule visuelle embryonnaire ; suite de trois phases de l'induction.

D. — Vue de profil d'une cellule pendant la deuxième phase de l'induction.

Vue transversale des quatre cellules visuelles qui forment le rhabdome ; deuxième phase de l'induction.

C_1, centriole distal ; C_2, centriole proximal ; A, B, C, D, quatre cellules visuelles ; mt.c. microtubules ciliaires ; d. desmosome.

Modèle d'induction ciliaire.

1re phase : le diplosome de disposition perpendiculaire se trouve au bord de la membrane interne de la cellule. Le centriole distal C1 a une position perpendiculaire par rapport à la membrane plasmique interne.

Source : MNHN, Paris

2e phase : le centriole distal C1 émet des microtubules ciliaires qui pénètrent dans une microvillosité d'un diamètre plus important que les autres. Cette phase d'induction ciliaire située à un point bien précis de la membrane plasmique ne dure que 48 heures (V_1-V_2).

3e phase : dépolymérisation des microtubules ciliaires et égalisation de la taille des microvillosités du rhabdomère.

Jusqu'à la fin de la phase V, phase d'organogenèse larvaire, les microvilli du rhabdome ne sont pas agencés dans l'espace. Leur taille ne varie pas entre le stade V_5 et la fin de cette phase. À partir du pemier stade de la phase larvaire L_1, la longueur des microvilli passe de 1 μ à 1,4 μ. Cette période d'accroissement des microvilli est la deuxième de la période de différenciation, la première se situant entre le premier et le troisième jour de cette phase.

La deuxième période d'accroissement de la longueur des microvilli s'accompagne d'une égalisation de la forme et surtout d'un agencement dans l'espace. En effet, pendant cette période, la disposition spatiale des microvillosités et leur tassement à l'intérieur de la cavité rhabdomérique donnent l'image caractéristique en nid d'abeille. Chez *I. luteipes*, des nids d'abeille géométriquement parfaits sont visibles à partir du stade L_3 et, corrélativement, la cavité rhabdomérique embryonnaire disparaît.

Le diamètre des microvilli, autour de 1.000 Å, ne varie pas entre le stade V_3 et la fin de la phase larvaire.

Le diplosome persiste au cours de toute la phase V et de la phase larvaire, il effectue un déplacement dans le cytoplasme, de sorte que le centriole distal C_1 se retrouve à une distance de 0,4 μ de la membrane interne. Aucun signe cytologique de dégénérescence du centriole n'est perceptible.

Au cours de la phase V et de la phase larvaire, il est possible d'observer la différenciation de nouvelles cellules rétinulaires. Dans chaque cas observé, le modèle décrit d'induction ciliaire du rhabdome se retrouve exactement comme dans les premières cellules différenciées.

La différenciation du rhabdome chez *Ischyropsalis pyrenaea* suit le même modèle fondamental que chez *I. luteipes*. La taille des microvilli est un peu plus grande que chez *I. luteipes*, par contre, leurs diamètres sont égaux.

Chez *Acanthopachylus aculeatus*, la taille des microvilli est nettement supérieure depuis le début de la différenciation, ils atteignent 1.000 Å de diamètre et 1,2 μ de longueur pendant les premières 72 heures de développement.

Les extrémités apicales des quatre cellules rétinulaires s'entrecroisent avec des processus gliaux et forment ainsi un réseau serré, entre le rhabdome et la membrane prérétinienne. Pendant le stade V_3, le contact cytologique entre ces bandelettes cytoplasmiques et la membrane prérétinienne s'établit.

La taille de la cellule rétinulaire pendant la phase larvaire atteint 20 μ.

c) *Desmosomes, jonctions et contacts intercellulaires.*

Les cellules rétinulaires qui forment une rétinule présentent un certain nombre de points de jonction qui, au cours de la différenciation du rhabdome, leur permettent de garder une certaine morphologie et de suivre en harmonie les mouvements de morphogenèse.

Comme nous l'avons indiqué dans le chapitre précédent, les cellules de la vésicule optique présentent deux types de jonctions cellulaires : des *Macula adherens* et des jonctions septées.

Les cellules rétinulaires montrent aussi ces deux types d'attaches, de *M. adh.* et de j. septées, mais au cours de la différenciation du rhabdome et au moment de l'organisation spatiale des microvilli en nids d'abeille, un contact cellulaire de type « Gap » s'organise entre les microvilli.

Attaches cellulaires du début de la différenciation du rhabdome.

Macula adherens (desmosome). Les desmosomes dans la rétinule sont au nombre de 4 et relient les quatre cellules rétinulaires entre elles. Ils longent les microvillosités du rhabdome. L'espace intermembranaire est de l'ordre de 200 Å et les tonofilaments mesurent aussi environ 200 Å. Dans les sections transversales du rhabdome, les desmosomes mesurent de 0,3 à 0,6 μ. Dans les sections longitudinales, ils mesurent 1 μ de longueur.

Source : MNHN, Paris

Chez *Acanthopachylus aculeatus*, les cellules rétinulaires de la rétinule présentent des desmosomes et des jonctions septées qui ont des longueurs différentes dans la même rétinule, allant de 0,3 μ à 0,6 μ. L'épaisseur totale des jonctions septées est de l'ordre de 280 Å. L'espace intermembranaire est de 140 Å, la largeur des septes de 120 Å et l'espace entre les septes de 70 Å. Dans quelques cas, deux ou trois jonctions septées de longueur différente se font suite dans les mêmes cellules. Ces jonctions septées se placent toujours à la suite des desmosomes.

Jonctions et contacts cellulaires dans le rhabdome au cours de la phase larvaire.

Comme nous l'avons signalé précédemment, l'organisation spatiale des microvilli, leur tassement ordonné à l'intérieur de la cavité rhabdomérique permettent aux microvillosité d'établir des contacts entre les microvilli du même rhabdomère ou avec les microvilli des autres cellules rétinulaires. C'est au cours de la phase larvaire que ces contacts s'établissent et donnent l'image classique en nids d'abeille aux microvillosités.

Les contacts rhabdomériques peuvent être étudiés sur des sections longitudinales et transversales des microvillosités.

Jonctions Gap entre les microvillosités.

Pendant la phase larvaire, les premières images de contacts entre les microvilli sont perceptibles au stade L_2. Ces contacts semblent être de type « Gap junction ». L'épaisseur totale de cette jonction varie entre 60 et 120 Å. La section transversale des microvilli permet une meilleure visualisation de ce contact.

Le même type de contact en « Gap junction » s'établit entre certaines microvillosités de rhabdomères opposés.

Les jonctions entre les microvillosités du rhabdome ont été signalées par quelques auteurs comme étant des « tight junctions ». (Trujillo-Cenoz, 1966 ; Bahr, 1971). L'étude de Perrelet et Bauman (1969) sur l'incorporation de lanthane chez *Apis* a permis de montrer que cette substance se dépose dans l'espace extracellulaire au niveau de la jonction. Cette donnée démontre que la jonction entre les microvilli est de type « Gap ». Une des difficultés majeures dans la juste appréciation de ce type de contact au niveau du rhabdome est le fait que, dans les sections longitudinales, il est difficile d'obtenir de bonnes images qui montrent la structure de la membrane, et les sections perpendiculaires aux microvillosités qui sont couramment exploitées ne mettent en évidence que quelques points de contact. Comme l'ont souligné Satir et Gilula (1973), la plupart des « Tight junctions » chez les Insectes, signalées à l'aide du Microscope à transmission sont probablement des « Gap junctions ».

La fonction des « Gap junctions » est aujourd'hui pour la plupart des auteurs bien établie. Ces jonctions permettent une communication intercellulaire. Satir et Gilula (1973) résument cette évidence en quelques points :

a) les jonctions Gap se retrouvent comme synapses électrotoniques ;

b) les jonctions Gap se retrouvent entre cellules non excitables électroniquement ;

c) les jonctions Gap se retrouvent entre des cellules qui montrent une coopération métabolique ;

d) les jonctions Gap sont absentes entre des cellules similaires incapables de coopération métabolique ou de couplage électrique ;

e) la jonction Gap constitue une différenciation de la membrane elle-même, donc une base morphologique pour la communication intercellulaire ;

f) les traceurs passent à l'intérieur et à travers la jonction Gap.

L'importance de telles jonctions qui interviennent dans les couplages ioniques et métaboliques dans le rhabdome est évidente si l'on sait que les cellules de la rétinule sont couplées électriquement (Shaw, 1969). Il est probable que les problèmes de dépolarisation des cellules de la rétinule sont associés au passage du flux électrique à travers les microvilli du rhabdomère.

Source : MNHN, Paris

Jonctions septées.

Chez les Insectes, Noirot-Timothée et Noirot (1973), et Eley et Shelton (1976) attribuent une fonction d'attache mécanique aux jonctions septées. Ces derniers auteurs travaillent sur la rétine embryonnaire de *Schistocerca gregaria*.

Chez les Opilions également, la fonction des jonctions septées dans les cellules de la rétine nous semble être mécanique.

d) *Axone et formation du nerf optique.*

Caractéristiques cytologiques de la partie basale du photorécepteur et organisation de l'axone.

Le cytoplasme de la cellule rétinulaire s'amincit considérablement à partir de la base du noyau. Autour du noyau de la cellule se regroupent un nombre important de mitochondries. La quantité de réticulum endoplasmique rugueux diminue et en général, le cytoplasme est moins dense que dans la partie moyenne et apicale de la cellule.

Le prolongement basal de chaque cellule rétinulaire continue à s'amincir, les prolongements des quatre cellules de chaque rétinule se réunissent et forment avec les prolongements des rétinules voisines des faisceaux qui se prolongent jusqu'à la membrane basale de la rétine pour se réunir et former le nerf optique.

Les premiers prolongements axonaux apparaissent pendant les premiéres 24 heures du développement. Leur diamétre au niveau de la base du noyau est de lordre de 1,5 à 2 μ. Chaque prolongement renferme un cytoplasme clair avec de nombreux neurotubules de 310 Å de diamètre qui sont alignés longitudinalement, avec des vésicules claires de taille comprise entre 610 et 920 Å, des mitochondries à matrice dense et du réticulum endoplasmique lisse. Quelques ribosomes se retrouvent tout au début du prolongement axonal et quelques boucles de réticulum endoplasmique rugueux. Également des particules α et β de glycogène s'observent dans le cytoplasme au départ de l'axone.

À l'intérieur de la rétine, ces faisceaux peuvent avoir un nombre peu élevé d'axones regroupant ccux de deux ou trois rétinules, ou peuvent par contre représenter un nombre plus important de rétinules, entre vingt et trente.

Ces faisceaux se disposent entre les cellules de la rétine et s'orientent tous vers la base de la rétine.

Au cours de la phase V du développement, deux nouvelles structures apparaissent dans les prolongements axonaux : des corps denses et des corps multivésiculaires.

Au cours de la phase larvaire, apparaissent des grains de taille variable ressemblant aux granules de neurosécrétion. Ces grains denses aux électrons mesurent entre 850 Å et 1.200 Å.

Le nerf optique chez la larve est formé par la réunion de plusieurs faisceaux de fibres de 25 à 30 μ de long sur 5 μ de diamétre. Les axones qui le composent ont un diamètre compris entre 0,1 et 0,3 μ. Le nerf optique est entouré d'une enveloppe périneurale et présente sur son trajet plusieurs cellules gliales périphériques.

e) *Cellules gliales de la rétine.*

Les cellules du systéme glial de la rétine sont petites et situées dans la partie basale de la rétine. Leur noyau mesure de 2 μ à 2,5 μ et il présente une chromatine fort dense. Le cytoplasme des cellules gliales présente de longues et fines bandelettes de cytoplasme, ou processus gliaux, qui se prolongent dorsalement jusqu'à la membrane prérétinienne et ventralement à la base de la rétine ils accompagnent et entourent les axones. Les processus gliaux s'insinuent entre les cellules rétinulaires et les cellules pigmentaires et mesurent environ 19 μ de longueur. Le cytoplasme des cellules gliales présente autour du noyau d'abondants ribosomes libres et des polysomes, des mitochondries, du réticulum endoplasmique rugueux, des microtubules et un complexe golgien.

En général, le cytoplasme autour du noyau est assez dense. En revanche, les processus gliaux, surtout ceux qui se dirigent vers la membrane prérétinienne ont un cytoplasme clair avec quelques micro-

Source : MNHN, Paris

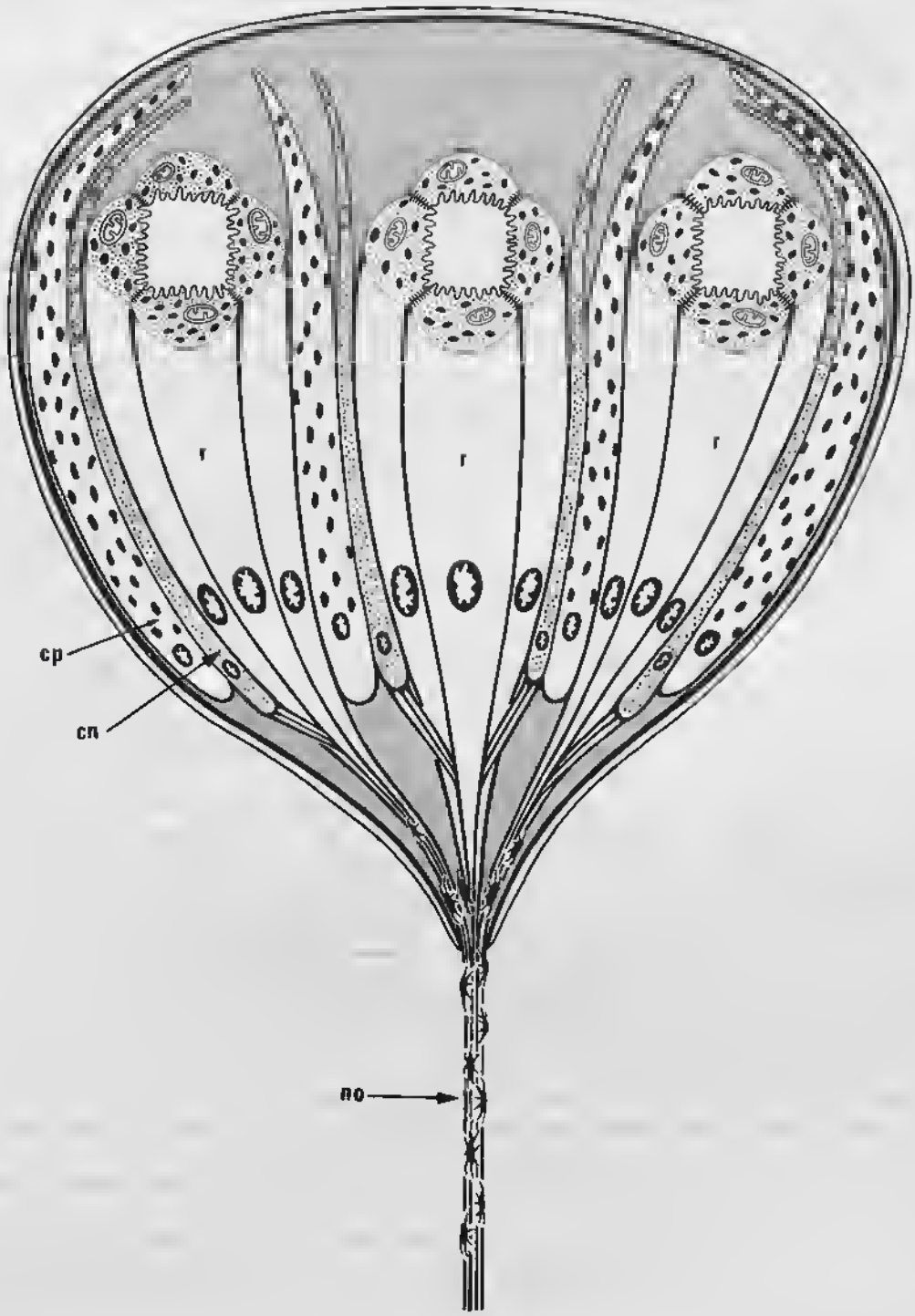


FIG. 12. — Vue schématique de trois rétinules pour montrer l'organisation spatiale dans la rétine des cellules pigmentaires et de névroglie par rapport aux rétinules.

r. retinule ; c.p. cellule pigmentaire ; c.n. cellule de névroglie ; n.o. nerf optique.

Source : MNHN, Paris

vacuoles, des ribosomes et des gliofibrilles. Dans la région apicale de la rétine, de l'extrémité apicale du rhabdome à la membrane prérétinienne, ces processus s'enchevêtrent entre eux et avec les prolongements apicaux des cellules rétinulaires et pigmentaires.

Les cellules gliales se disposent périphériquement autour du nerf optique et les processus gliaux l'enveloppent partiellement.

DISCUSSION.

Induction ciliaire.

Les données acquises sur l'induction ciliaire du rhabdome chez *Ischyropsalis luteipes* conduisent à réexaminer la théorie de R. Eakin sur l'évolution des photorécepteurs.

Eakin présente pour la première fois en 1963 une théorie sur l'évolution des photorécepteurs. Selon cette théorie, les photorécepteurs seraient séparés en deux lignes d'évolution, une lignée Echinodermes-Vertébrés et une lignée Annélides-Arthropodes. Cette distinction est basée sur les modes de développement des photorécepteurs.

La lignée des Vertébrés différerait de la lignée annélidienne par la présence et la participation active au développement du photorécepteur d'un appareil centriolaire et de ses dérivés ciliaires. En revanche, dans la lignée annélidienne, comprenant les Annélides, les Planaires, les Mollusques et les Arthropodes, l'appareil centriolaire ferait défaut. Cette théorie repose en particulier sur les différences entre la morphogenèse de la rétine des Vertébrés et celle de la Drosophile. L'opposition des résultats était renforcée à l'époque par la découverte des cils dans le phylum des Arthropodes.

En 1965, Eakin complète sa thèse avec de nouveaux exemples et distingue deux lignes d'évolution qu'il nomme lignée ciliaire et lignée rhabdomérique. L'auteur donne, cependant, une liste d'exceptions dans la lignée rhabdomérique comprenant des animaux qui présentent des structures ciliaires : Annélides, Onychophores, certains Mollusques, Hirudinées. Il propose une explication à ce phénomène dans chaque cas. Ainsi, il pense que les photorécepteurs de type ciliaire chez les Annélides suggèrent que la dichotomie n'est pas absolue, que les cellules rétiniennes présomptives chez *Helix aspersa* sont des éléments ectodermiques flagellés qui s'invaginent pour former une simple cupule optique. Eakin ajoute qu'en aucun cas les microvillosités ne se développent à partir d'un cil.

Depuis 1965, de nouveaux travaux sont venus compléter la liste des exceptions chez les Arthropodes.

Chez *Carausius morosus*, Such (1969, 1975) a mis en évidence au 45e jour du développement embryonnaire la présence de deux centrioles, qu'elle a qualifiés d'abortifs, au sommet de chaque cellule rétinienne. Chez les Coccinelidae et les Carabidae, Home (1972) a décrit des centrioles dans les cellules rétinulaires chez les Imagos.

Chez *Megachile rotundata*, Wachmann, Richter et Schricker (1973) ont découvert chez l'animal adulte la présence du centriole dans la cellule rétinulaire, et chez cette même espèce, Wachmann et Henning (1974) ont observé la présence dans les premiers stades de la pupe d'un diplosome dans la cellule rétinulaire.

Home (1975) chez *Coccinella septempunctata* étudie les structures ciliaires dans la cellule de la rétine chez la pupe et chez l'animal adulte.

Tous ces travaux chez les Arthropodes signalent donc la présence du centriole dans la cellule rétinulaire, mais à l'exception du travail de Such, ces observations ont été obtenues tardivement au cours du développement et ne peuvent donc pas nous donner d'informations sur les premières séquences du développement du rhabdome.

Par contre, les observations de Such (1975) sont fort précieuses :

« Il apparaît intéressant de rappeler ici que durant toute la période embryonnaire qui s'échelonne du stade V_5 au stade VII_6 nous avons observé de façon constante, au sommet de chaque cellule rétinienne la présence de deux centrioles alignés suivant le même axe. Un faisceau de fibres à structure

Source : MNHN, Paris

périodique s'évase à la base du centriole distal, dont l'extrémité antérieure est coiffée d'une vésicule à l'intérieur de laquelle le centriole se prolonge en une courte évagination. *Nous avons même obtenu une image dans laquelle le centriole distal s'engage dans la base d'une évagination du même type que les microvillosités rhabdomériques adjacentes. Le centriole semble se prolonger à l'intérieur de l'évagination par des microtubules.* »

De nos propres observations sur *Ischyropsalis luteipes* (Muñoz-Cuevas, 1973, 1974, 1975 ; Juberthie et Muñoz-Cuevas, 1973) et de celles de Such (1969, 1975), il ressort qu'aux premiers stades de la différenciation des microvilli du rhabdome, une participation ciliaire a été constatée. Dans notre matériel, plusieurs images attestent ce phénoméne non seulement au 25e jour du développement, mais aussi au cours de la phase larvaire où des nouvelles cellules rétinulaires se différencient.

La durée de cette participation ciliaire à la différenciation du rhabdome chez *Ischyropsalis* a été évaluée à 48 heures (2e phase du modèle ciliaire), chez *Carausius*, malheureusement, Such n'a pas évalué la durée de la participation ciliaire.

L'existence du centriole a été observée pendant les phases larvaire et nymphale chez *Ischyropsalis*, chez *Carausius*, Such (1975) a observé cet organite chez une larve prête à éclore.

Donc la réponse à une première question, consistant à savoir s'il y a ou non une participation ciliaire à la différenciation du rhabdome, est positive d'après l'information obtenue chez *Carausius morosus* et chez *Ischyropsalis luteipes*.

Une seconde question à poser : quelle est la durée de cette participation ciliaire ? Chez *Ischyropsalis luteipes*, cette durée a été évaluée à 48 heures.

Le problème de l'évolution postérieure du centriole dans la cellule rétinulaire permet évidemment plusieurs hypothèses :

1) Le centriole persiste pendant toute la vie embryonnaire, larvaire ou postembryonnaire et même chez l'animal adulte, sans signes de régression.
2) Le centriole régresse complétement au cours du développement.
3) Le centriole régresse partiellement au cours du développement.

La somme d'informations obtenues jusqu'à présent par Bédini (1967) sur *Euscorpius carpathicus*, par Home (1972, 1975) sur des Coccinelidae et Carabidae, par Wachmann, Richter et Schnicker (1973) chez *Megachile rotundata*, par Such (1975) chez *Carausius morosus* et par nous au cours du développement postembryonnaire chez *I. luteipes, I. pyrenaea* et *Ac. aculeatus*, nous permet de penser que la première hypothèse est fort vraisemblable. Probablement des signes de régression se manifestent dans le centriole au cours de cette persistance dans certains groupes.

Nous pensons que de nouveaux travaux sont nécessaires pour élargir ces données à d'autres Arthropodes et essayer de déterminer des différences dans les modalités de la participation ciliaire. Ces travaux doivent être entrepris au niveau embryonnaire pendant les premiéres heures de la différenciation du photorécepteur.

La présence du centriole dans les cellules rétinulaires des Arthropodes s'inscrit dans une unité évolutive, anatomique et fonctionnelle générale des organes sensoriels. Aujourd'hui, la structure des organes sensoriels chez les Vertébrés nous montre que le centriole et ses dérivés ciliaires ne sont pas seulement considérés comme des structures anatomiques, mais aussi comme des structures participant à la transduction sensorielle (Slifer, 1961 ; Thurm, 1965 ; Barber, 1974 ; Atema, 1973).

Dans la rétine des Vertébrés, en dépit de nombreux travaux sur la structure fine du cil de connection, sur certains aspects de sa biochimie, et sur sa participation dans la conduction du matériel de synthèse de nouveaux disques du segment externe, la véritable importance de la structure ciliaire n'est pas encore bien comprise (Nilsson, 1964 ; Matsusaka, 1974, 1976 ; Young, 1967, 1968 ; Young et Droz, 1968).

Comme le suggèrent Vinnikov (1965) et Barber (1974), sa signification est peut-être seulement de caractère évolutif. Et, dans ce contexte, considérer que le segment externe des photorécepteurs de Vertébrés est un cil modifié et que le rhabdomère ne l'est pas est une question de langage et d'interpréta-

Source : MNHN, Paris

tion (Eakin, 1973, comm. pers.). La signification évolutive de ce phénomène réside dans la présence et la participation du centriole à la différenciation du rhabdomère, donc elle est bien dans son rôle morphogénétique.

CONCLUSIONS.

Les cellules issues de mitoses différentielles de la vésicule optique s'engagent dans deux voies : l'une donnera la cellule photoréceptrice, l'autre la cellule pigmentaire.

La différenciation du photorécepteur se déroule pendant la cinquième phase du développement ou phase d'organogenèse larvaire.

Quatre cellules rétinulaires s'accolent par leur moitié sous-apicale en laissant entre elles une cavité où se projettent les microvillosités du rhabdome. Ces quatre cellules forment une rétinule.

Le premier signe ultrastructural de la différenciation du rhabdome est la formation de fines microvillosités formées par évagination de la membrane interne de chaque rétinulaire autour d'une évagination de plus fort diamètre.

Un diplosome est présent dans chaque cellule rétinulaire et le centriole distal émet des microtubules ciliaires à l'intérieur d'une microvillosité élargie. Ce phénomène d'induction ciliaire du rhabdome dure 48 heures chez *I. luteipes*.

La longueur des microvilli passe de 0,5 μ à 1,4 μ à la fin de la phase larvaire. Le diamètre des microvilli passe de 600 Å à 1.000 Å avant l'éclosion.

Pendant la phase larvaire, l'égalisation de la forme des microvilli s'accompagne d'un arrangement dans l'espace et de la formation de nids d'abeille caractéristiques.

Au cours de la différenciation des nouvelles cellules rétinulaires pendant la phase larvaire, se retrouve le même modèle d'induction ciliaire qu'au début de la différenciation.

Au cours de la phase larvaire (L_2) s'établissent les contacts de type « Gap junctions » entre les microvillosités.

3. — PINOCYTOSE DE LA MEMBRANE DU RHABDOME ET FORMATION DE CORPS MULTIVÉSICULAIRES DANS LES PHOTORÉCEPTEURS EMBRYONNAIRES ET LARVAIRES.

INTRODUCTION.

Dans les photorécepteurs des Arthropodes, les corps multivésiculaires apparaisent en grand nombre tant chez les animaux adultes qu'au cours du développement postembryonnaire. Certains auteurs ont étudié ces organites au cours de l'adaptation du photorécepteur à la lumière, et des hypothèses quant à leur origine et à leur rôle ont été émises (Eguchi et Waterman, 1967, 1976, et White, 1967).

Chez les Opilions, un travail préliminaire a été réalisé au cours du développement du photorécepteur d'*Ischyropsalis luteipes* (Muñoz-Cuevas, 1976 a).

RÉSULTATS.

a) *phase embryonnaire.*

Parallèlement au processus de formation de microvillosités du rhabdome, un processus de microvésiculation de la membrane cellulaire est observable. Ces microvésicules prennent naissance à partir de la paroi cellulaire, entre les microvillosités du rhabdomère (stade V_1, 25 jours), puis à la base des microvillosités (stade V_3, 28 jours).

Source : MNHN, Paris

Ces vésicules sont de deux types : certaines sont claires, à paroi lisse, de taille comprise entre 400 et 800 Å, d'autres, en moins grand nombre, sont hérissées et de taille comprise entre 1.000 et 1.400 Å. Ces vésicules sont disposées autour du rhabdomère et dans sa migration dans le cytoplasme ont tendance à se regrouper. Dans certaines cellules, ces vésicules se regroupent au bord de la cavité rhabdomérique même ; dans ces groupes, les plus petites vésicules sont au bord de la cavité. En général, les vésicules migrent dans le cytoplasme et se regroupent à une certaine distance de la cavité rhabdomérique.

Au stade V_3 (28 jours), ces vésicules lisses tendent à se regrouper et à former des corps plus ou moins arrondis qui, par leur morphologie, correspondent à des corps multivésiculaires. Chez certains de ces corps, on distingue une membrane autour des vésicules. La taille et le nombre de ces corps au stade V_3 sont très inférieurs à ceux des corps multivésiculaires des périodes larvaire et nymphale. Certains de ces corps multivésiculaires en formation se trouvent dans la région golgienne de la cellule. Les vésicules hérissées ne sont jamais à l'intérieur des corps multivésiculaires.

b) *les corps multivésiculaires au cours de la différenciation du photorécepteur.*

Au stade V_1 de 25 jours, il n'y a pas encore de corps multivésiculaires. Aux stades V_3 et V_5 (28 et 30 jours), des corps multivésiculaires en cours de formation sont nettement visibles dans la région golgienne de la cellule. Certains ont l'aspect d'une agglomération de vésicules claires et denses sans membrane limitative ; d'autres corps possèdent une membrane et renferment un petit nombre de vésicules, plus du matériel dense aux électrons, diffus dans la matrice du corps. La taille des corps multivésiculaires à ce stade varie entre 0,3 et 0,5 μ.

Pendant la phase larvaire, stades L_1 à L_3 (entre 40 et 45 jours de développement), la surface du rhabdome s'accroît considérablement ; cet accroissement s'accompagne d'une activité de pinocytose importante. Le nombre de vésicules hérissées augmente considérablement par rapport aux stades embryonnaires, et le nombre de vésicules lisses est très grand. Ces dernières se disposent en bordure du rhabdomère, soit en amas, soit isolées, soit sous forme de chapelets. Un réseau important de microtubules disposés en bordure du rhabdome accompagne ces vésicules.

Pendant la phase larvaire, la formation des corps multivésiculaires est accélérée. Dans quelques cellules, des corps à différents stades de formation se disposent en véritables chapelets bordant le rhabdome. La plupart de ces corps possèdent une membrane limitative ; il est probable que cette membrane limitative provienne du réticulum endoplasmique lisse comme le suggèrent certaines images. Chez quelques corps, la membrane montre des invaginations et des turgescences au niveau de l'incorporation des vésicules ; chez d'autres, la membrane limitative n'est pas complètement fermée. La taille des corps à ce stade varie entre 0,5 et 2 μ.

Discussion.

Waddington et Perry (1960) ont signalé la formation de microvésicules du rhabdome et les ont associées au « retinula vesicular spheroid » présents à la fin du stade du puparium chez la Drosophile.

Bacetti et Bedini (1964) suggèrent que les microvésicules du rhabdome représentent un transfert actif de matière par pinocytose à travers les microvilli. Melamed et Trujillo-Cenoz (1966) eux aussi suggèrent que la pinocytose de la membrane du rhabdome chez *Lycosa* est en rapport avec l'absorption de matériel du compartiment extracellulaire.

Eguchi et Watterman (1967), dans leur travail sur l'action de la lumière sur le Crabe *Libinia*, suggèrent que les vésicules de pinocytose (PV) seraient des phagosomes qui transporteraient à l'intérieur du photorécepteur un matériel extracellulaire dense, présent dans la microvillosté elle-même. Dans cette optique, ils associent cette activité à la stimulation visuelle. Ces auteurs décrivent trois types de corps cytoplasmiques : les corps multivésiculaires, les corps vésiculaires et lamellaires, et les corps lamellaires. Ces corps sont fortement affectés par l'adaptation à la lumière ; progressivement, les corps multivésiculaires se transformeraient en corps vésiculaires et lamellaires, pour devenir finalement des corps lamel-

Source : MNHN, Paris

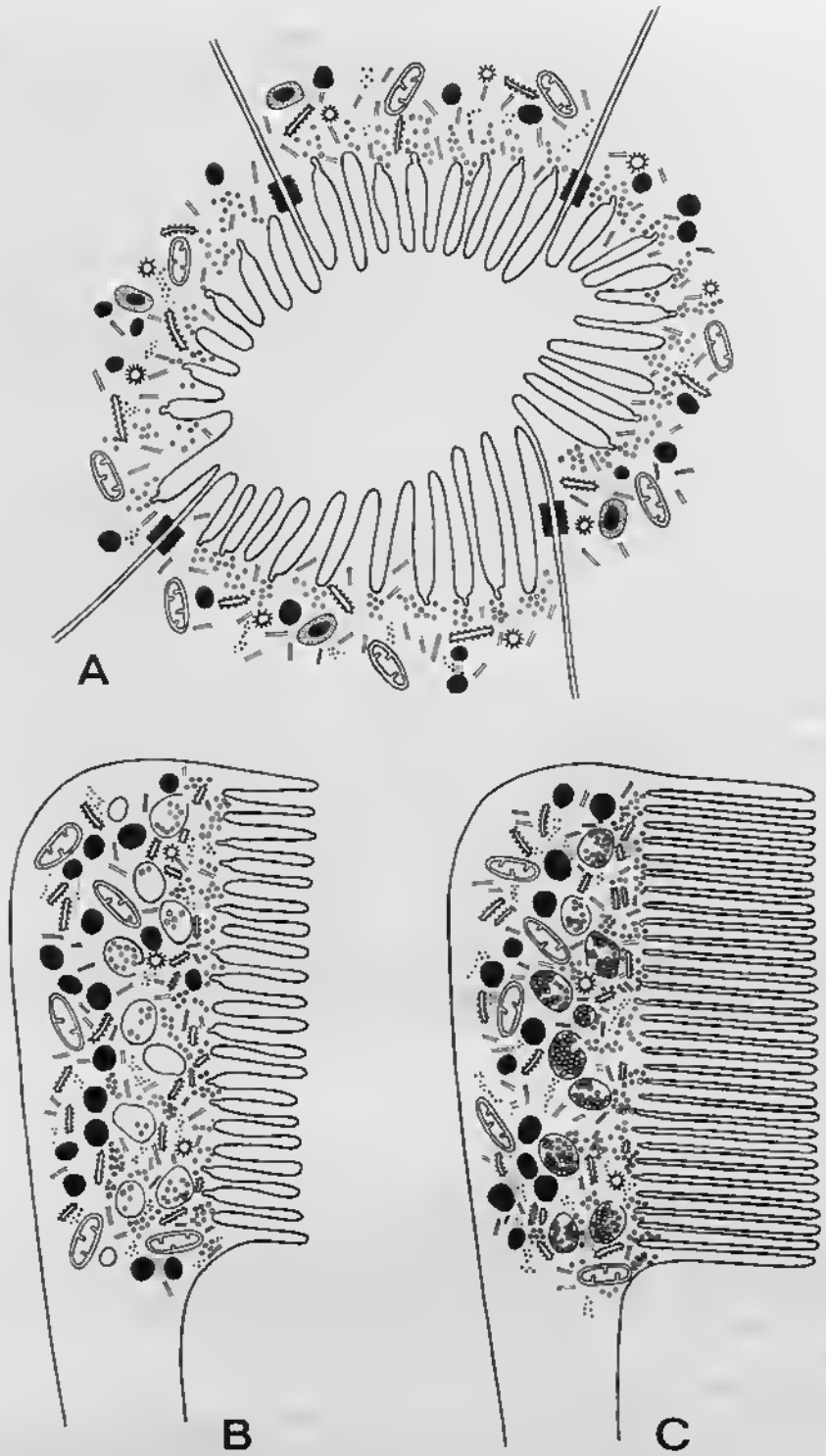


FIG. 13. — Schémas de la pinocytose de la membrane du rhabdome et de la formation des corps multivésiculaires au cours de la différenciation et de la morphogenèse du photorécepteur chez *Ischyropsalis luteipes*.

A. — Pinocytose de la membrane du rhabdome dans la rétinule embryonnaire, rhabdome de 72 h.

B et C. — Schémas de la microvésiculation à la base des microvillosités du rhabdomère et formation des corps multivésiculaires.

B. — Rhabdomère de 110 h de développement.

C. — Rhabdomère pendant la phase d'organogenèse larvaire.

Source : MNHN, Paris

laires. Ces derniers seraient temporairement le siège d'une accumulation des produits biochimiques afférents au système visuel. Au cours de l'adaptation à l'obscurité, une resynthèse de photopigment serait ainsi possible grâce au matériel stocké dans les corps lamellaires.

White (1968), dans son excellent travail sur l'action de la lumière et la captation de la ferritine dans les yeux de la larve d'*Aedes*, étudie le processus de pinocytose, la formation des corps multivésiculaires et la signification du phénomène de captation de la ferritine par le photorécepteur. Ce même auteur classe les corps multivésiculaires en six types. Les corps réagissent à l'action de la lumière et progressivement, après six heures d'exposition, les six types sont présents dans le photorécepteur ; la ferritine à l'intérieur du photorécepteur ne se trouve que dans les vésicules hérissées, près des vésicules lisses, et dans les corps multivésiculaires et lamellaires ; il n'y a pas de ferritine libre dans le cytoplasme. Après 30 minutes, les corps de type 1 contiennent de la ferritine. Après 150 minutes, les types 1 à 5 sont marqués. Les observations de White confirment que les corps multivésiculaires réagissent à l'action de la lumière et l'expérience de la ferritine confirme la relation entre les vésicules hérissées et les corps multivésiculaires. White suggère que ces corps se forment probablement par fusion des vésicules lisses dérivées des vésicules hérissées.

Cet auteur ne retient pas l'hypothèse selon laquelle les corps multivésiculaires se transforment en lysosomes. Pour cet auteur, les corps multivésiculaires participent à la régulation de la membrane du rhabdome.

Curtis (1969, 1970) a étudié chez les Opilions adultes les vésicules de pinocytose du rhabdome qu'il appelle vésicules périrhabdomériques. Cet auteur associe des vésicules à des tubules, des corps lamellaires et des corps multivésiculaires. Il démontre la pésence dans ces vésicules de l'enzyme acétylcholinesterase spécifique. Curtis suggère en outre l'existence d'une relation entre la présence de cet enzyme dans les vésicules et la transduction du stimulus lumineux.

Les résultats obtenus chez *Ischyropsalis luteipes* confirment certaines observations réalisées par les auteurs cités précédemment. En effet, chez l'embryon d'Ischyropsalis, les deux types de vésicules sont présents, les vésicules lisses ou PV d'Eguchi et Waterman d'une part, les vésicules hérissées d'autre part. Pour chaque stade embryonnaire ou larvaire, le nombre des vésicules lisses est très supérieur au nombre de vésicules hérissées. Dans les corps multivésiculaires, on trouve seulement des vésicules lisses. Ces corps renferment probablement des vésicules lisses et des vésicules hérissées débarrassées de leur coat.

Les rapports entre certains corps multivésiculaires en formation, la région golgienne, et la mise en évidence par Curtis de phosphatase acide nous permettent de penser que certains de ces corps pourraient agir comme lysosomes.

La relation entre les microvésicules lisses et les microtubules du voisinage du rhabdome permettent d'associer ces structures au phénomène de déplacement des microvésicules.

La membrane limitative des corps multivésiculaires provient probablement du réticulum endoplasmique lisse, comme le suggèrent les microphotographies du stade larvaire ; elles sont semblables aux membranes limitatives des grains de pigment en cours de différenciation chez cette espèce.

L'observation de l'augmentation de la microvésiculation de la membrane du rhabdome pendant la phase larvaire chez *Ischyropsalis* et l'augmentation concomitante du nombre et de la taille des corps multivésiculaires confirme l'importance de ce processus dans le phénomène de régulation et de renouvellement de la membrane du rhabdome.

La captation d'une protéine exogène et son incorporation dans les corps multivésiculaires (White, 1968) ne permettent pas d'associer directement ce phénomène au processus de la synthèse du photopigment. Chez les Vertébrés, O'Brien et coll. (1972) et Hall, Basinger et Bok (1973) ont montré que la rhodopsine se synthétise dans le segment interne et que son incorporation dans les nouveaux saccules du segment externe se fait vraisemblablement à la base de ce segment.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS.

Dès le début de la différenciation du rhabdome, deux types de vésicules sont élaborés au niveau de la membrane du rhabdome : des vésicules lisses et des vésicules hérissées.

À l'intérieur des corps multivésiculaires, on observe seulement des vésicules lisses.

Une relation entre le développement de la surface du rhabdome et le nombre et la taille des corps multivésiculaires a été observée au cours de la phase larvaire.

La présence d'esterases et de phosphatase acide dans certains corps multivésiculaires et multilamellaires étudiés par Curtis, ainsi que la relation entre certains corps multivésiculaires et le complexe golgien suggérent que certains de ces corps jouent le rôle de lysosomes.

Le phénomène de pinocytose de la membrane du rhabdome et le complexe des corps multivésiculaires participent à la régulation et au renouvellement de la membrane du rhabdome.

4. — PIGMENTATION DE LA RÉTINE.

INTRODUCTION.

La rétine des Opilions comme celle de tous les Arachnides est fortement pigmentée. Chez les animaux adultes, la pigmentation de la rétine s'étale, à l'exception de la partie basale, sur tout l'organe jusqu'à la membrane prérétinienne. Chez les Arachnides où des études ultrastructurales de la rétine ont été réalisées, la pigmentation apparaît formée par des grains sphériques de taille variable, fort denses aux électrons. Ces grains font partie du cytoplasme de la cellule pigmentaire et du photorécepteur.

La différenciation cellulaire du pigment n'a pas été étudiée chez les Arachnides et parmi les Arthropodes seulement la Drosophile a été l'objet de travaux.

Par contre, la nature biochimique du pigment des yeux a été largement étudiée chez les Arthropodes, et particuliérement chez les Insectes. Deux groupes de pigment naturels ont été mis en évidence dans les yeux des Arthropodes, les ptérines et les ommochromes.

Parmi les Chélicérates, Butenandt (1959) signale la présence d'ommine dans les yeux et le tégument de *Limulus polyphemus*, et dans les yeux de *Dolomedes fimbriatus*.

Notre travail commencera par une étude biochimique afin d'essayer de déterminer la présence d'ommochromes et de les identifier.

ÉTUDE BIOCHIMIQUE DES OMMOCHROMES DANS LES YEUX ET LE TÉGUMENT DES OPILIONS.

INTRODUCTION.

Butenandt et coll. (1958) ont été les premiers à signaler la présence d'ommochromes, en l'occurrence d'ommines, dans les yeux de *Dolomedes fimbriatus*.

En ce qui concerne le tégument des Arachnides, sans autre précision systématique, Linzen (1967) indique l'existence d'un ommochrome non identifié. Séligy (1969) a étudié chez l'Araignée *Enoplognatha ovata* les aspects biochimiques de la variation de pigmentation du tégument chez les variétés *lineata, redimita* et *ovata*. L'étude des spectres d'absorption amène cet auteur à suggérer que le pigment responsable de la coloration du tégument ressemble aux états redox de la xanthomatine. Séligy n'a détecté ni ptérines ni caroténe dans le tégument.

Postérieurement à ce travail, Séligy (1972) a étudié le pigment de plusieurs genres de la sous-classe Labidognatha, et il classe ses résultats en trois groupes :

Source : MNHN, Paris

— un premier groupe de pigments (de l'orange au marron) est constitué essentiellement par une ommatine montrant des propriétés voisines de celles de la xanthommatine ;

— un deuxième groupe de pigments (du marron foncé au noir) contient à la fois xanthommatine et ommine, avec prédominance de cette dernière.

— le troisième groupe de pigments (jaune), le moins fréquent, comprend surtout la cynurénine et la 43-hydroxycynurénine qui sont des précurseurs ou des produits de dégradation des ommochromes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES.

La nature biochimique du pigment a été recherchée dans trois espèces d'Opilions : *Ischyropsalis luteipes, Acanthopachylus aculeatus* et *Phalangium opilio*.

Pour l'étude du pigment oculaire, nous avons prélevé les yeux de 40 individus d'*I. luteipes* et *A. aculeatus* en provenance des élevages maintenus au laboratoire ; l'excision des yeux a été réalisée dans l'acétone. Pour l'étude du pigment tégumentaire de *P. opilio*, le tégument de 400 animaux a été disséqué et débarrassé des autres organes.

En conformité avec la méthode d'extraction et de séparation des pigments préconisée par Bouthier (1969, 1974), nous avons travaillé constamment en milieu réducteur jusqu'aux étapes finales de la purification, de façon à pallier une éventuelle labilité de ces pigments. La technique utilisée est la suivante :

— broyage des yeux ou du tégument sous azote liquide ;

— extractions successives du broyat par l'acétone puis le méthanol en centrifugeant 20 minutes à 15.000 g à 0°C, puis extraction des ommochromes dans le mélange méthanol/Hcl concentré (98 : 2) chargé en SO_2 ;

— réalisation d'un système diphasique : on ajoute deux parties de chloroforme à une partie d'extrait brut, puis une partie de solution aqueuse d'acide ascorbique à 1 % à cinq parties de ce mélange ; les ommochromes passent alors dans la phase aqueuse ;

— après concentration de la phase aqueuse sous pression réduite à l'évaporateur rotatif, on amène le pH de la solution à 4.0 avec de la soude diluée et on laisse les pigments floculer au froid avant de les séparer par centrifugation ;

— le culot de chromoprotéines ainsi obtenu est ensuite mis en suspension dans un mélange méthanol/acide trichloroacétique 1 % acide ascorbique 1,5 %, qui précipite les protéines en dissolvant les ommochromes ; les protéines sont éliminées par centrifugation, et les surnageants sont traités à l'éther volume à volume en ajoutant une partie d'eau à cinq parties du mélange ;

— la phase aqueuse contenant les ommochromes est ensuite concentrée, les pigments floculent, et on les recueille par centrifugation ;

— les culots d'ommochromes, dissous dans l'acide formique pur, sont déposés en bande sur des couches minces de cellulose MN300, et les pigments sont séparés par chromatographie dans le mélange acide formique pur/méthanol/eau (22 : 5 : 6) ;

— les bandes de pigment pur ainsi obtenues sont grattées et mises en suspension dans une solution de Na_2H PO4 0,1 M/Na_2 S_2 O_4 0,05M et placées au sommet d'une colonne d'Ecteole cellulose dont le gradient d'élution est additionné de 1 % en volume de mercaptoéthanol ;

— les pigments sont ensuite récupérés par centrifugation des éluats de colonne, traitement à l'éther et centrifugation suivie de lavages à l'eau sulfureuse.

RÉSULTATS.

a) Yeux :

Étant donné le nombre réduit d'animaux examinés et la labilité du pigment, la quantité du pigment pur obtenue à partir des yeux d'*I. luteipes* comme d'*A. aculeatus* est très faible, ce qui nous a seulement permis de réaliser une étude chromatographique sur papier et sur couche mince.

Source : MNHN, Paris

À l'issue de cette étude, on peut conclure uniquement à la présence d'ommines et de produits de dégradation dont la cynurénine.

b) Tégument :

À partir du tégument de *P. opilio*, une quantité notable de pigment a été obtenue, ce qui a permis, après une première purification par chromatographie sur couche mince, d'achever la purification par chromatographie sur colonne. Le pigment a cristallisé dans le gradient d'élution de la colonne à pH 6.85. Les cristaux ont été séparés de la solution mère par centrifugation, et après lavage à l'eau sulfureuse, ils ont été employés à différentes opérations d'identification :

— chromatographie de comparaison sur couche mince,
— dégradation acide,
— spectrophotométrie d'absorption U.V. visible.

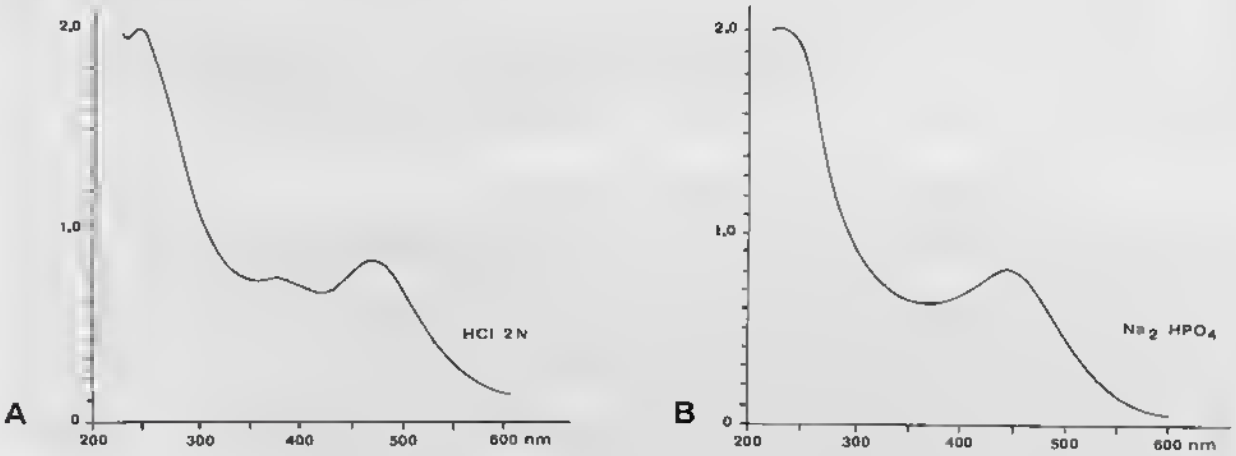


FIG. 14. — Spectres d'absorption du pigment (xanthommatine) extrait du tégument chez *Phalangium opilio*.
A. — Hcl 2N.
B. — NA 2 HPO4.

Les résultats obtenus pour les deux premières méthodes (migration avec le même Rf 0,55, obtention du même produit de dégradation, la 3 oH cynurénine), comme les spectres d'absorption (maximums à 235 et 440 nm dans Na_2 HPO4 0,1 M, et à 243 et 475 nm dans Hcl 2N) concordent pour identifier le pigment tégumentaire de *P. opilio* à la xanthommatine (Linzen, 1974).

DIFFÉRENCIATION DU PIGMENT DANS LA CELLULE PIGMENTAIRE ET DANS LE PHOTORÉCEPTEUR.

1. Cellule pigmentaire.

La différenciation de la cellule pigmentaire se manifeste très tôt au cours du développement de la rétine. Les premiers grains de pigments dans le cytoplasme de la cellule pigmentaire apparaissent en effet pendant les premières heures de la différenciation de la rétine. Chronologiquement, la différenciation de la cellule pigmentaire et celle de la cellule rétinulaire sont concomitantes.

La cellule pigmentaire se dispose entre les cellules rétinulaires, encaissant la rétinule.

Le noyau cellulaire est basal et il est situé au même niveau que les noyaux des cellules rétinulaires. Sa taille est égale à celle des cellules rétinulaires, autour de 5 μ pendant les premières 24 heures.

Source : MNHN, Paris

Son cytoplasme est allongé et présente la même polarité que celui de la cellule rétinulaire.

La densité du cytoplasme est comparable, au début de la différenciation, à celle de la cellule photoréceptrice. L'appareil de Golgi est bien développé et très actif depuis le début de la différenciation, il est placé près du noyau et dans la partie médiane de la cellule. Le réticulum endoplasmique lisse très abondant existe dans toute la hauteur cellulaire sous forme de saccules plus ou moins dilatés. Le réticulum endoplasmique rugueux n'est pas abondant au début de la différenciation. Les mitochondries, nombreuses, se disposent dans les parties médiane et basale de la cellule. Les ribosomes et polysomes, abondants, se retrouvent dans toute la hauteur du cytoplasme. Des microtubules et des corps denses se retrouvent dans le cytoplasme.

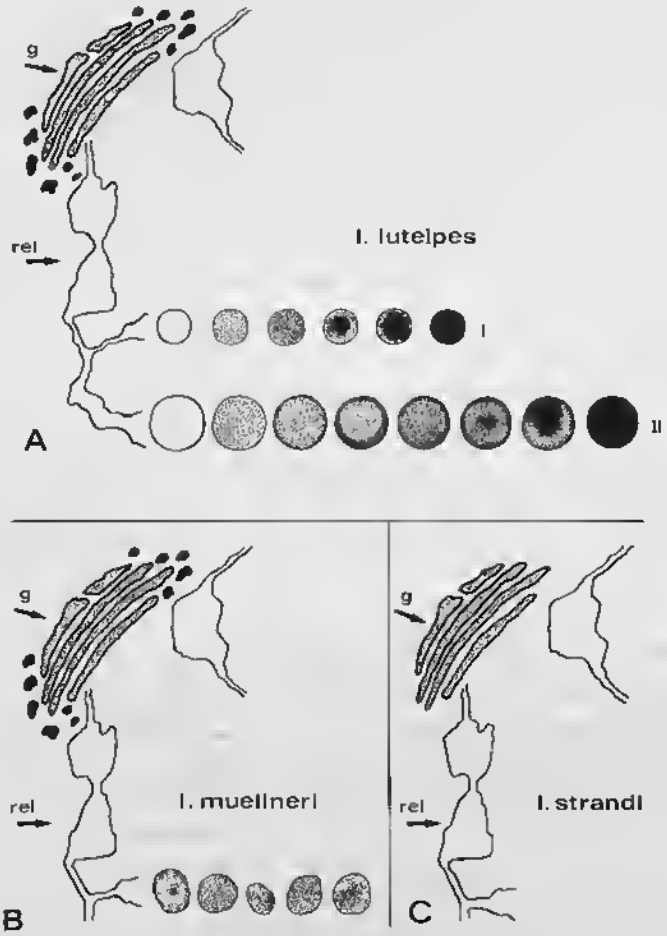


FIG. 15. — Schémas de la différenciation cellulaire du pigment (ommochromes) dans le photorécepteur chez *Ischyropsalis*

A. — Schéma de la formation de deux types de grains chez *Ischyropsalis luteipes* I et II.

B. — Schéma de la formation du grain de pigment chez *Ischyropsalis muellneri.*

C. — Schéma de l'absence de grains chez *Ischyropsalis strandi.*

g. golgi ; r.e.l. réticulum endoplasmique lisse.

2. Grains de pigment chez *Ischyropsalis luteipes.*

La morphologie des grains de pigment varie beaucoup au cours du développement et au cours d'un même stade, plusieurs formes se retrouvent dans la population.

Source : MNHN, Paris

La formation d'un grain de pigment présente différentes étapes qui peuvent schématiquement se ramener fondamentalement à quatre :

1re : Formation par le réticulum endoplasmique lisse d'un saccule plus ou moins dilaté pour recevoir le pigment.

2e : Élaboration d'une matrice à l'intérieur du saccule du réticulum endoplasmique, matrice qui reçoit le pigment.

3e : Élaboration et libération du pigment par l'appareil de Golgi.

4e : Remplissage des saccules et formation définitive des grains.

Ces différentes phases se succèdent assez rapidement et, pour avoir une vision complète de l'ensemble, il est nécessaire de les étudier au cours du développement.

1re phase : Formation de saccules par le réticulum endoplasmique lisse,

Le réticulum endoplasmique lisse présente des dilatations plus ou moins longues et de diamètre fort variable qui s'observent dans la partie médiane et apicale de la cellule. Quelque-unes de ces dilatations forment de véritables saccules arrondis ; dans certains cas, ces saccules sont parfaitement fermés ; dans d'autres cas, ils sont ouverts. Quelques-uns peuvent se trouver accolés à d'autres et former ainsi un groupe de taille assez importante. Dans cette première phase de formation et d'individualisation, le saccule est parfaitement vide sans aucune trace de pigment ni de matrice.

2e phase : Élaboration de la matrice.

Dans certains saccules, il est possible d'observer de fins granules de taille comprise entre 150 et 200 Å, certains grains sont en relation avec une trame filamenteuse.

La matrice dans chaque grain apparaît comme une fine trame filamenteuse. Elle est d'observation difficile parce qu'elle est immédiatement masquée par le dépôt de pigment. Certains saccules présentent cette fine trame, particulièrement au cours de certaines phases du développement où une grande population de grains se différencie à côté de saccules complètement vides. Cette phase est pour chaque population de grains de très courte durée.

3e phase : Élaboration et libération des pigments.

L'appareil de Golgi semble être le lieu de l'élaboration du pigment. Dans la face de maturation de l'appareil de Golgi, des vésicules golgiennes denses aux électrons de taille comprise entre 300 et 450 Å se trouvent en contact direct avec des grains en formation.

Sur les sections favorables où à côté de l'appareil de Golgi se trouvent des grains de pigment, on voit toujours ces vésicules libérer leur contenu sur les bords du grain lui-même ou à proximité.

4e phase : Remplissage des saccules et formation définitive des grains.

Deux types de grains se forment au cours du développement : le premier appelé type I se forme depuis le début de la différenciation de la rétine ; le type II se forme à partir du 30e jour du développement. Le remplissage des saccules dans ces deux types de grains est différent.

Type I : C'est un petit grain de forme arrondie dans son état final. Le pigment se dépose tout d'abord sur la membrane du saccule en grains assez fins qui rapidement recouvrent la matrice, ne laissant seulement sur les bords que quelques zones plus claires. Une fois que toute la surface est remplie, la membrane limitante n'est plus perceptible.

Le type I est le seul grain qui se différencie pendant les 5 premiers jours. Il mesure autour de 0,6 μ de diamètre en moyenne.

Type II : Le grain de type II est un grain plus grand que le précédent, il mesure dans sa forme définitive 1 μ en moyenne. Il se retrouve dans la rétine à partir du 30e jour du développement. Les sac-

Source : MNHN, Paris

cules vides du réticulum endoplasmique qui serviront de réceptacle au pigment se regroupent et forment des amas très importants. Le pigment se dépose tout d'abord sur la membrane limitante et il semble plus fin que dans le type I. Plus tard, des masses denses du pigment à l'intérieur du saccule apparaissent à un pôle du saccule. Postérieurement, le pigment se répand assez uniformément dans le saccule, une zone dense plus importante gagne le centre du saccule et forme ainsi un grain avec un centre foncé et une périphérie plus claire. Enfin, le grain devient uniformément dense.

Ces deux types de grains se différencient dans les cellules pigmentaires et rétinulaires.

Le grain de type I est plus rare, le type II est très abondant, surtout dans la partie médiane et apicale de la cellule. Mais la différence la plus importante entre ces types de grains réside dans l'énorme développement du réticulum endoplasmique dans la formation du type II.

Chez *Ischyropsalis pyrenaea* la formation des grains suit le même processus que chez *I. luteipes*, et les deux types de grains sont présents. Une légère différence entre ces deux espèces semble être la réduction du laps de temps entre la formation des types I et II qui chez *pyrenaea* est de l'ordre de 72 heures et chez *luteipes* de 120 heures. Également chez *Acanthopachylus*, le grain de type I se différencie le premier.

DISCUSSION.

Les ommochromes ont été signalés par Butenandt (1959) dans les yeux de *Dolomedus fimbriatus*, et le pigment identifié par un spectre en lumière ultraviolette et par chromatographie sur papier est une ommine. Butenandt indique ces données dans une liste d'ommochromes présents soit dans le tégument, soit dans les yeux de plusieurs Arthropodes. En particulier sur l'ommine de *Dolomedus fimbriatus*, il ne donne pas d'autre information.

Séligy (1969, 1972) a étudié les ommochromes de l'hypoderme chez les Araignées et il a rapproché les couleurs physiologiques naturelles des Araignées étudiées aux changements chimiques de couleur dans l'hypoderme basé sur le système redox des ommochromes.

Séligy a établi ainsi trois classes de pigments :

Classe I, de l'orange au marron, formée presque entièrement d'ommatine.
Classe II, du marron foncé au noir, formée de xanthommatine et d'ommine.
Classe III, jaune, formée de cynurénine et de 3 hydroxycynurénine.

Séligy indique aussi des résultats ultrastructuraux sur les grains de pigment et sépare ces grains en deux classes, I et II, suivant leur densité. Pour cet auteur, la différence majeure entre ces deux types de grains se trouve dans la quantité relative d'ommatine et d'ommine présente. Cet auteur ajoute avoir décelé des différences quantitatives en protéines entre les grains.

Dans les yeux des Insectes au cours du développement, les ommochromes apparaissent par séquence. Chez *Ephestia* et *Ptychopoda*, Kühn, (1960, 1963) a observé que la xanthommatine est le premier ommochrome à être détecté, suivi par un ommochrome II et un ommochrome I, et finalement par une ommine A. Ceci est le résultat de la diminution de mobilité des ommochromes en chromatographie sur papier, que Kühn pense être due à une augmentation de la complexité des ommochromes (augmentation du degré de polymérisation Linzen, 1974)).

De Almeida (1968), chez *Plodia interpunctella*, a étudié la formation des ommochromes dans les yeux au cours du développement. Chez *Plodia* la xanthommatine a été observée à la fin du premier jour, les ommochromes I et II, après le second et le troisième jour, alors que l'ommine apparaît entre le troisième et le quatrième jour.

Les résultats de Kühn et de de Almeida suggèrent un rôle de précurseur joué par un simple ommochrome dans la biosynthèse d'ommochromes plus complexes (Linzen, 1974).

Comme nous l'avons signalé dans le premier chapitre, d'importants changements de couleur surviennent au cours du développement de l'œil chez *Ischyropsalis luteipes* et *I. pyrenaea*.

Source : MNHN, Paris

Chez *I. luteipes*, ces changements de couleur vont du jaune clair roux-brun jusqu'au noir. D'après nos résultats, la présence d'ommine seule a été détectée dans les yeux et une explication possible du changement de couleur croissant serait la quantité grandissante de pigment synthétisé au cours du développement. Par ailleurs les ommines, d'après Butenandt (1959), se trouvent presque toujours par groupes et il est possible que dans notre matériel plus d'une ommine soit présente. Cette hypothèse est étayée par la présence de grains morphologiquement différents type I et type II.

Une étude est en cours chez *I. luteipes* pour essayer de déterminer, au cours du développement embryonnaire, la séquence d'apparition d'ommochromes.

Le travail de Shoup (1966) sur le développement de la pigmentation dans les yeux de la Drosophile a mis en évidence la participation de l'appareil de Golgi comme organite générateur des ommochromes.

Fuge (1967), travaillant sur le même matériel, n'arrive pas à la même conclusion et pense que les ommochromes dérivent du réticulum endoplasmique.

Dans nos observations, l'appareil de Golgi apparaît comme le seul générateur des ommochromes.

Le problème de la matrice de chaque grain de pigment a été étudié depuis fort longtemps (Hansen, 1948, 1959 ; Langer, 1967 ; Shoup, 1966). Ajourd'hui, il apparaît que l'existence d'une protéine forme la matrice des grains.

Ziegler et Harmsen (1969) pensent que le pigment et la protéine de la matrice sont totalement interdépendants.

Ziegler et Jaenicke (1959), par des études de centrifugation différentielle, ont isolé les grains de pigment et montré chez la Drosophile un complexe acide ribonucléique-protéine et une certaine quantité de phospholipides.

Au cours du remplissage du saccule par le pigment, un changement graduel dans l'opacité est observé dans notre matériel, et chez la Drosophile (Shoup, 1966 ; Fuge, 1967), ce phénomène est considéré comme une indication de la synthèse du pigment à la surface du grain lui-même.

Linzen (1974) suggère que les grains en croissance portent l'appareil de synthèse qui est graduellement recouvert par le pigment et probablement inactivé. Muth (1967, 1968, 1969) a montré que la capacité de synthèse d'ommochromes dans les yeux est influencée par la quantité de précurseur (Cynurénine ou 3 hydroxycynurénine).

Les grains de 150 à 200 Å observés dans la matrice d'*I. luteipes* et d'*I. pyrenaea* suggèrent la présence de ribosomes associés aux structures protéiques. Shoup (1966) a en effet observé la présence de ribosomes à l'intérieur des grains du mutant w et a confirmé l'observation par le test à la ribonucléase.

Fonction des ommochromes dans les yeux.

Les ommochromes ont une fonction primaire comme système redox (Linzen, 1974).

Par ailleurs, la fonction d'écran pigmentaire dans l'œil semble évidente. L'écran du pigment dans l'œil affecte la perception de la lumière de deux façons (Linzen, 1974) :

1. l'énergie lumineuse totale sur le récepteur est réduite ;
2. la lumière unidirectionnelle provoque une augmentation de l'acuité.

Le premier de ces principes et très important chez les animaux marins ou nocturnes.

Des études de Langer et Struwe (1972) sur l'absorption de formes oxydées et réduites de xanthommatine, il ressort que l'écran des ommochromes constitue un filtre homogène gris avec une très basse transmission (Linzen, 1974). Les valeurs d'absorption élevée de ce filtre ont comme résultat une diminution importante dans la sensibilité par comparaison avec les mutants qui ne présentent pas de pigment.

Autrum (1955) compare des électrorétinogrammes chez les types de *Calliphora* type sauvage et type white, et trouve que la sensibilité du mutant est de 100 fois plus élevée pour la lumière rouge et de 10^3 à 10^4 fois plus élévée pour les courtes longueurs d'onde.

La diminution de l'acuité visuelle est associée à l'absence des ommochromes. Le problème a été étudié par plusieurs auteurs : Kalmus (1943), Fingerman (1952), Gotz (1964), Autrum (1961). Chez *Calliphora*, Autrum (1961) a démontré que chez le type sauvage et le mutant white leurs réponses opto-

Source : MNHN, Paris

motrices étaient identiques pour une illumination brillante, mais que à basse intensité lumineuse, l'acuité du mutant était réduite.

Chez la chartreuse, un mutant de l'Abeille chez laquelle manquent tous les ommochromes au moment de l'éclosion et qui forme seulement de la xanthommatine et des traces d'ommine pendant la vie imaginale, l'orientation est sévèrement pertubée. Les mutants sont collecteurs de qualité inférieure comparée au type sauvage (Neese, 1968).

Pour Linzen (1974), la réduction de l'acuité visuelle par manque d'ommochromes ne résulte pas d'une augmentation du champ visuel d'une ommatidie mais de l'augmentation du « background illumination » du récepteur, ce qui rend plus difficile la distinction entre les aires de différentes intensités lumineuses.

Comme nous le verrons dans le chapitre sur la rudimentation et régression des yeux, ces aspects fonctionnels des ommochromes revêtent un grand intérêt pour les animaux qui présentent une évolution régressive des yeux où nous savons que la pigmentation est réduite ou absente.

CONCLUSIONS.

Le pigment identifié dans les yeux d'*Ischyropsalis luteipes* et d'*Acanthopachylus aculeatus* est une Ommine.

Le pigment identifié dans l'hypoderme de *Phalangium opilio* est une Xanthommatine.

Dans la formation d'un grain de pigment, quatre phases successives expliquent les phénomène :

1. formation d'un saccule par le réticulum endoplasmique lisse ;
2. élaboration d'une matrice à l'intérieur du saccule, cette matrice semble de nature riboprotéique ;
3. élaboration et libération du pigment par l'appareil de Golgi ;
4. remplissage du saccule et formation définitive des grains.

Deux types de grains se différencient dans les cellules pigmentaires et rétinulaires :

Le type I qui se différencie dès le premier jour du développement de la rétine ; il est sphérique et mesure en moyenne 0,6 μ de diamètre.

Le type II, qui se différencie 120 heures après chez *I. luteipes* et 72 heures aprés chez *I. pyrenaea*, est plus grand que le type I, il mesure en moyenne 1 μ de diamètre.

Le grain de type II est très abondant, surtout dans la partie médiane et apicale de la cellule.

Ces deux types de grains possédent un mode de remplissage différent.

Les changements de coloration des yeux chez *I. luteipes* et chez *I. pyrenaea* pourraient s'expliquer par le mode de formation par séquence des ommines au cours du développement embryonnaire et larvaire. Cette hypothèse est étayée par les travaux sur les Insectes et par la présence de deux types de grains.

Du point de vue fonctionnel, en plus de leur fonction primaire de type redox des ommochromes, ils agissent dans l'œil comme écran pigmentaire avec deux fonctions fondamentales :

1. réduire l'énergie lumineuse totale sur le récepteur ;
2. provoquer une augmentation de l'acuité visuelle.

Source : MNHN, Paris

B. — DIFFÉRENCIATION CELLULAIRE DU SYSTÈME DIOPTRIQUE CHEZ LES OPILIONS

INTRODUCTION

Peu de travaux ont traité de la cytodifférenciation du système dioptrique chez les Arthropodes, et ces travaux ont été réalisés principalement chez les Insectes.

Parmi les Arachnides, l'ultrastructure de l'appareil dioptrique a été observée par Baccetti et Bedini (1964) chez les Araignées Lycosidae, par Eakin et Brandenburger (1971) chez les Araignées Salticidae, par Bedini (1965) chez les Scorpion *Euscorpius* et par Curtis (1969, 1970) chez les Opilions. Dans l'ensemble, ces observations ont été obtenues sur des individus adultes ou à des stades avancés du développement postembryonnaire.

Dans cette étude ultrastructurale (Muñoz-Cuevas, 1977), nous nous sommes attaché, en suivant la chronologie du développement, à mettre en évidence le processus cytologique de la différenciation cellulaire de la cellule vitrée, cellule qui prend son origine dans les cellules épidermiques indifférenciées qui recouvrent la vésicule optique primitive, les caractéristiques cytologiques de cette cellule vitrée et son rôle dans la sécrétion du cristallin. Pour le cristallin et la cornée, nous donnerons les principaux aspects cytologiques de leur structure et de leur organisation.

RÉSULTATS.

Les cellules d'origine ectodermique qui recouvrent les vésicules optiques sont à l'origine de la différenciation du système dioptrique.

Au début de la phase d'organogenèse larvaire, entre le 25e et le 30e jour du développement chez *Ischyropsalis luteipes*, ces cellules ont un aspect indifférencié, leurs noyaux de position basale occupent plus de la moitié de la cellule et le cytoplasme renferme un grand nombre de ribosomes libres.

Certaines cellules, à ce stade du développement, présentent des cavités cytoplasmiques qui renferment un grand nombre de particules de glycogène, particules de type α en rosette et de type β de taille comprise entre 250 et 300 Å. Certaines cavités cytoplasmiques occupent presque la moitié du cytoplasme. Des particules α et β de glycogène se trouvent aussi dispersées dans le cytoplasme. Ces cellules renferment aussi des inclusions, probablement de nature lipidique, qui se disposent dans la partie basale de la cellule. À ce stade du développement, le réticulum endoplasmique rugueux n'est pas développé.

La taille de cette cellule atteint 9 μ.

La membrane prérétinienne sépare les cellules indifférenciées du rhabdome sous-jacent.

a. *Transformation de la cellule épidermique en cellule vitrée.*

Entre le 30e et le 34e jour du développement, la cellule grandit, devient cubique, atteint 17 μ de hauteur et son cytoplasme se remplit de réticulum endoplasmique rugueux. Ce réticulum endoplasmique rugueux qui envahit tout le cytoplasme et les nombreux ribosomes libres donnent à la cellule une densité particulière qui la rend caractéristique.

Les nombreux points d'attache du réticulum endoplasmique avec l'enveloppe nucléaire sont probablement en rapport avec l'intense processus de biogénèses des membranes du réticulum.

Source : MNHN, Paris

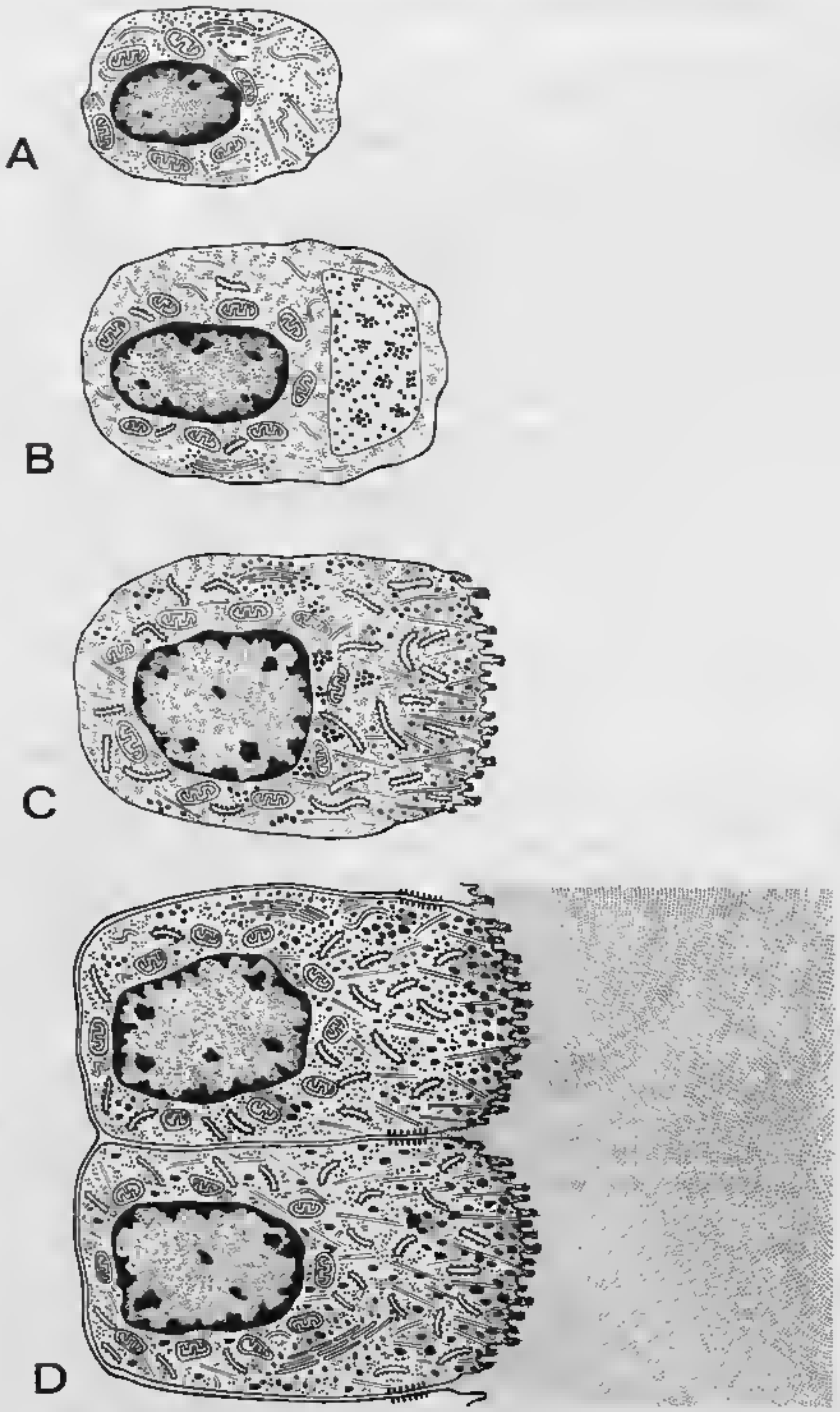


FIG. 16. — Différenciation cellulaire de la cellule vitrée et sécrétion du cristallin chez *Ischyropsalis luteipes*.

A. — Cellule épidermique indifférenciée.

B. — Cellule épidermique indifférenciée avec une grande cavité contenant du glycogène.

C. — Aspect de la cellule vitrée au début de la sécrétion du cristallin.

D. — Cellules vitrées en voie de sécrétion et structure lamellaire parabolique du cristallin.

Source : MNHN, Paris

Les mitochondries sont globuleuses avec les crêtes bien nettes. L'appareil de Golgi est bien developpé.

b. *Activité de sécrétion de la cellule vitrée.*

À partir du 34e jour du développement et pendant toute la phase d'organogenèse larvaire, cette cellule a pour rôle de sécréter le cristallin qui est fonctionnel au moment de l'éclosion (45e jour).

Pendant cette période de sécrétion, la cellule développe encore son réticulum endoplasmique rugueux. Par rapport aux jours précédents, les saccules du réticulum sont plus dilatés et d'innombrables points d'attache avec la membrane nucléaire sont visibles. Le cytoplasme prend l'aspect d'un grand réseau lacunaire.

Le réticulum endoplasmique rugueux s'oriente préférentiellement dans le sens du plus grand axe de la cellule.

À partir du 34e jour du développement, des grains denses aux électrons apparaissent dans la région golgienne. Les grains de forme arrondie sont de taille variable, allant de 600 Å à 400 μ de diamètre. Les grains de sécrétion en général sont uniformément denses aux électrons, mais certains présentent une zone périphérique plus claire ; quelques-uns ont une membrane bien visible. Au cours de la sécrétion, les grains sont dispersés dans tout le cytoplasme, de la partie basale de la cellule au pourtour du noyau, jusqu'à la partie apicale. Un grand nombre de microtubules orientés dans le sens du plus grand axe de la cellule accompagnent ces grains de sécrétion ; ces microtubules sont particulièrement visibles dans le tiers apical de la cellule.

Le bord apical de la cellule est formé de microvillosités de 110 μ de hauteur. À mesure que les grains de sécrétion gagnent le bord apical de la cellule, ils se disposent à la base des microvillosités. À ce niveau, un abondant réseau de microtubules accompagne les grains de sécrétion.

La sécrétion traverse les microvillosités de la cellule et s'incorpore à la masse du cristallin en formation, plus particuliérement sous forme de masses denses à la périphérie de la masse cristallinienne centrale. Postérieurement, le produit de sécrétion s'organise en matériel microfibrillaire de 20 μ de diamètre et les fibrilles s'orientent en arceaux paraboliques.

La sécrétion du matériel cristallinien continue pendant toute la phase d'organogenèse larvaire et la phase larvaire jusqu'à éclosion de la larve. La taille du cristallin de la larve est de l'ordre de 40 à 45 μ chez *I. luteipes*. La sécrétion du cristallin continue après l'éclosion pendant toute la période postembryonnaire jusqu'à l'acquisition de la taille du cristallin adulte.

c. *Cristallin larvaire.*

Le cristallin larvaire est une petite lentille biconvexe qui mesure environ 43 μ chez *I. luteipes*. Il est formé par des microfibrilles qui prennent une orientation parabolique. Cette structure microfibrillaire est assez homogène. Le bord du cristallin en contact avec les cellules vitrées présente des condensations périphériques de matériel de sécrétion récemment incorporé, ce qui donne au cristallin larvaire une frange plus sombre.

Les microfibrilles qui composent son architecture fondamentale mesurent autour de 200 Å de diamètre. Cette disposition microfibrillaire en arceaux paraboliques donne au cristallin son apparence lamellaire à l'observation photonique.

Le cristallin est recouvert superficiellement par la cornée qui mesure environ 1,5 μ d'épaisseur et qui est parfaitement lisse.

Au cours du développement postembryonnaire, l'activité de sécrétion de la cellule vitrée continue régulièrement et le cristallin grandit jusqu'à l'obtention de la taille définitive de l'état adulte.

Au cours du développement postembryonnaire, l'aspect de certaines cellules du corps vitré commence à changer et elles prennent la structure des cellules caractéristiques de l'état adulte. Leur cytoplasme apparaît moins dense, avec une diminution très nette de tous les organites cytoplasmiques, principalement du réticulum endoplasmique rugueux. Les organites restants, principalement quelques mitochondries et des fragments du réticulum endoplasmique rugueux, se disposent dans le voisinage du noyau.

Source : MNHN, Paris

Le reste du cytoplasme est rempli d'une substance granulo-filamenteuse, probablement des ribosomes libres et des particules de glycogène.

Dans certaines cellules du corps vitré, il faut signaler des mitochondries sub-sphériques situées au voisinage du noyau qui présentent des divisions assez nettes Ces divisions n'intéressent pas la membrane limitante externe. Ces mêmes mitochondries présentent une matrice granulo-filamenteuse avec une nette diminution des crêtes.

d. *Rapport cyclique entre l'activité de sécrétion du tégument et la sécrétion du cristallin.*

Étant donné l'origine embryologique commune et la similitude de structure entre l'appareil dioptrique et le tégument, il est possible de faire un rapprochement chronologique entre ces deux activités.

Les Opilions, au cours du développement intrachorional qui comprend le développement embryonnaire et le développement larvaire, différencient deux téguments : le premier élaboré pendant la phase d'inversion de l'embryon et le deuxième différencié au cours de la phase d'organogenèse larvaire.

La première cuticule se décolle et, immédiatement après l'éclosion, survient l'exuviation de cette cuticule chez les Opilions Palpatores et Laniatores.

La différenciation du tégument larvaire proprement dit correspond chronologiquement à la différenciation de l'appareil dioptrique.

Au cours du développement postembryonnaire, la croissance du cristallin est en concordance chronologique avec l'élaboration des téguments successifs.

Discussion.

Pour éviter des confusions de terminologie avec les Insectes, il est préférable de garder la nomenclature classique de l'appareil dioptrique qui s'adapte assez bien aux Arachnides. La terminologie proposée par Eakin et Brandenburger (1971) présente certains inconvénients, étant donné que chez les Arachnides, l'appareil dioptrique est moins complexe que chez les Insectes.

1. Quelques travaux chez les Arthropodes concernent la composition chimique du corps vitré et du cristallin.

Chez les Insectes, Fyg (1961) a observé la présence de glycogène dans le cône cristallinien de l'abeille. Kim (1964) a montré que les cristallins de l'œil composé de *Pieris rapae* étaient formés d'un complexe de mucopolyssacharides et protéines.

Les observations de Such (1969 b et 1975) chez *Carausius morosus* confirment que le cristallin est largement constitué de glycogène. Cet auteur n'a pas obtenu de réaction cytochimique indiquant la présence de protéines dans le cristallin.

En revanche, Barra (1971 a-b, 1973) a montré que le cristallin des Collemboles Entomobryomorphes n'est vraisemblablement constitué que de protéines.

Chez les Crustacés Copépodes, Wolken et Floride (1969) notent que la structure du matériel cristallinien ressemble à celle du glycogène.

Chez les Opilions adultes, Curtis (1970) a signalé la présence de glycogène dans la cellule vitrée.

Dans notre matériel embryonnaire, au cours d'observations sur les cellules épidermiques indifférenciées d'une cavité cytoplasmique avec d'abondants amas de glycogène soit en rosettes, soit de particules β, ceci rappelle exactement les accumulations de glycogène dans les cellules indifférenciées qui donnent naissance à la vésicule optique chez les Opilions. La quantité de glycogène présente au début de la différenciation semble se métaboliser au cours de la différenciation de la cellule vitrée, et pendant le développement postembryonnaire de rares rosettes de type α et des particules de type β se retrouvent à la base de la cellule vitrée. En ce qui concerne la nature chimique du cristallin lui-même, des particules de glycogène ne sont jamais visibles dans la matrice cristallinienne chez *I. luteipes*.

Horridge (1969) pensait que la configuration en lamelles concentriques dans une section de cristallin d'Arthropode était due à une différence chimique. Nous savons aujourd'hui que les lamelles ne

Source : MNHN, Paris

sont pas produites par des différences chimiques, mais par l'orientation hélicoïdale des microfibrilles (d'aprés le modèle de Bouligand, 1965 et de Neville, 1975).

Waddington et Perry (1960) ont signale dans les « cone cells » de la Drosophile au cours de la différenciation du systéme dioptrique un réticulum endoplasmique rugueux assez développé.

Curtis (1970), dans son travail comparatif de la cellule vitrée chez certains Opilions à l'état adulte, a signalé l'important développement du réticulum endoplasmique chez *Opilio parietinus*. Cette observation de Curtis sur des cellules vitrées au repos ne rend pas compte du phénomène dynamique de la cellule au cours de la sécrétion du cristallin. Il est probable que les espèces qui montrent une cellule vitrée avec un réticulum endoplasmique rugueux réduit à l'état adulte, présentaient au cours de la sécrétion du cristallin un réticulum endoplasmique bien développé comme cela se présente dans le genre *Ischyropsalis*.

Un des aspects cytoplasmiques les plus marquants de cette cellule pendant la phase de sécrétion du cristallin est le rôle des microtubules dans l'orientation et probablement le transport de la sécrétion vers la région apicale de la cellule.

Cette interprétation sur le rôle des microtubules est à rapprocher des résultats d'Arnold (1966, 1967) sur le développement du cristallin chez les Mollusques Céphalopodes.

L'organite responsable de la synthése du matériel de sécrétion du cristallin n'a pas été l'objet d'observations approfondies.

Waddington et Perry (1960) suggèrent que chez la Drosophile, ce serait le réticulum endoplasmique rugueux qui serait le responsable de cette synthèse. Eakin et Brandenburger (1971) chez les Araignées Salticidae suggérent que le produit de sécrétion est élaboré par le réticulum endoplasmique rugueux et par l'appareil de Golgi.

Dans nos observations chez les Opilions, les grains de sécrétion semblent toujours dériver directement des citernes golgiennes, mais le réticulum endoplasmique rugueux participe probablement aussi dans cette synthèse. Il est à signaler que l'observation de l'appareil de Golgi dans la cellule vitrée n'est pas aisée à cause du développement considérable du réticulum endoplasmique rugueux.

Étant donné l'absence de travaux autoradiographiques sur la cellule vitrée, la seule référence dans la cellule épidermique du site golgien d'origine de la sécrétion est le travail de Weis-Fogh (1970).

2. La cornée a été l'objet de quelques observations chez les Arachnides. Chez les Opilions à l'état adulte étudiés par Curtis (1970), son épaisseur varie de 85 nm à 159 nm.

Eakin et Brandenburger (1971) mentionnent que la cornée des Salticidae est rejetée à chaque exuviation d'aprés une observation de Land.

L'observation d'exuvies d'Araignées, de jeunes Mygales du genre *Aviculaire*, du Myriapode *Scutigera coleoptrata* et d'Opilions, nous amène à confirmer cette observation.

La cornée est donc une spécialisation superficielle du cristallin qui est rejetée lors de chaque exuviation.

En outre, cette disposition superficielle de la cornée, en continuité avec l'épicuticule, permet d'expliquer la persistance d'une cavité du tégument dans le cas de régression de l'appareil dioptrique chez l'Opilion cavernicole *Ischyropsalis strandi* (Muñoz-Cuevas, 1976 a-b).

Conclusions.

L'appareil dioptrique chez les Opilions se différencie à partir des cellules d'origine ectodermique qui recouvrent la vésicule optique primitive. Ces cellules indifférenciées se transforment lentement au cours de la phase d'organogenèse larvaire en cellules vitrées responsables de la sécrétion du cristallin.

Dans une phase postérieure, ces cellules sécrétent des grains denses aux électrons. Cette séerétion est d'origine golgienne. Ensuite, à l'extérieur de la cellule vitrée, cette sécrétion s'organise en microfibrilles qui prennent une orientation parabolique et qui constituent le matériel fondamental du cristallin.

La formation du cristallin se continue pendant tout le développement postembryonnaire. Cette croissance du cristallin et l'élaboration du tégument sont concomitantes.

La cornée est une spécialisation superficielle du cristallin et elle est rejetée à chaque exuviation.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

ACTION EXPÉRIMENTALE DE LA LUMIÈRE BLANCHE SUR LA DIFFÉRENCIATION CELLULAIRE DE LA RÉTINE

INTRODUCTION

Plusieurs travaux sur l'action expérimentale de la lumière sur la rétine ont été réalisés chez les Arthropodes. Tous ces travaux ont été réalisés chez les animaux adultes ou en cours de développement postembryonnaire. Ces expériences ont été conçues principalement afin d'obtenir une information sur le fonctionnement de la rétine lors de l'adaptation à la lumière ou à l'obscurité.

Nous avons entrepris une série d'expériences d'illumination de la rétine embryonnaire avec le projet de vérifier si la rétine en cours de différenciation répondait ou non à la stimulation photonique, tout en préservant la viabilité du matériel embryonnaire.

Dans cette perspective, plusieurs organites ont été étudiés afin de savoir si des modifications perceptibles au niveau ultrastructural étaient obtenues.

Étant donné la fragilité du matériel embryonnaire, nous avons tenté deux types d'expérience : la première comportant de courtes durées d'illumination répétées journellement au cours du développement, la seconde de type ponctuel, avec des durées d'illumination relativement longues à un moment précis du développement.

Série expérimentale n° 1 :

1,5 minute d'illumination par jour, durant 8 jours (expérience 1a) et durant 15 jours (expérience 1b).

Des embryons d'*Ischyropsalis luteipes* de 20 jours de développement ont été soumis soit 8, soit 15 jours selon les expériences à 1.500 Lux 1,5 minute par jour. Cette expérience a été réalisée dans l'appareil de Barra, dans l'obscurité totale, dans la grotte-laboratoire de Moulis. Grâce au circuit d'eau froide entourant la source de lumière, la température ne varie pas au cours de l'illumination. Le filtre d'eau et les filtres de verre de l'appareil de Barra arrêtent les I.R. et les U.V. [1].

Les observations de cette première série ont été faites aprés 8 et 15 jours d'expérience.

Dans chaque groupe expérimental, nous avons laissé les embryons témoins illuminés (4) se développer jusqu'à l'éclosion pour tester la viabilité. Des témoins (4) non soumis à l'illumination ont été élevés dans la grotte-laboratoire, dans les mêmes conditions.

Les fixations ont été faites immédiatement aprés chaque période d'illumination. La double fixation glutaraldéhyde Tetraoxyde d'osmium a été employée pour tous les embryons. Cinq embryons ont été fixés chaque fois.

1. Handbook of Chemistry and Physics (1967, 1968). R. C. Weast et S. Selby Edit. The Chemical Rubber Co. Cleveland, Ohio.

Source : MNHN, Paris

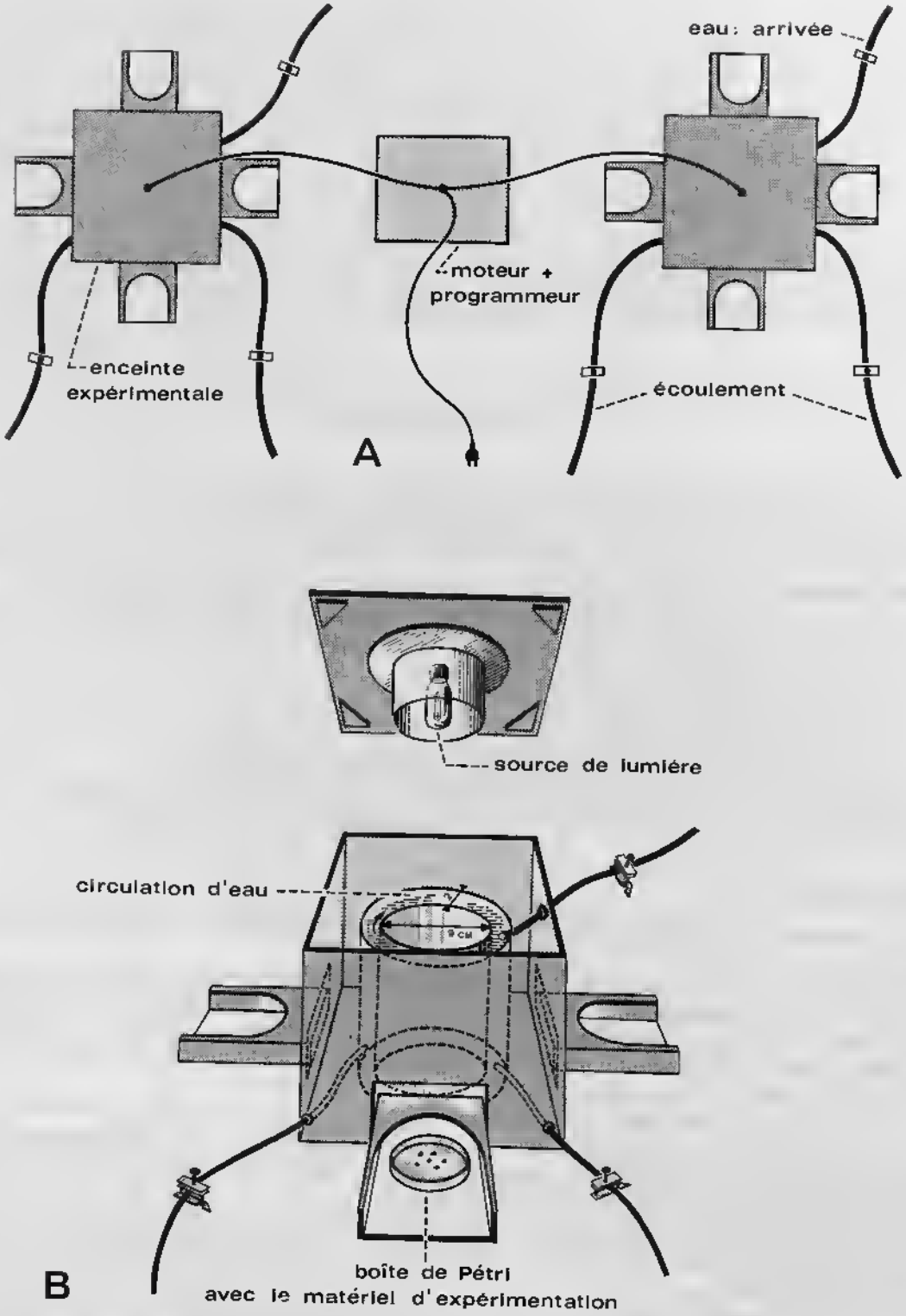


FIG. 17. Schémas de l'appareillage employé pour les expériences d'illumination.

Source : MNHN, Paris

Résultats de l'expérience 1a :

1,5 minute d'illumination chaque jour durant 8 jours. Intensité 1.500 Lux. Au total, 12 minutes d'illumination au moment de la fixation.

Vésicule optique : elle ne présente pas de changements importants de sa morphologie. La cavité ne montre pas non plus de signe d'altération de la sécrétion. Dans le cytoplasme, quelques mitochondries sont plus longues et légèrement gonflées ; leurs crêtes semblent désorganisées et la matrice présente des vacuoles.

Cellules rétinulaires :

— Rhabdome : La morphologie des microvillosités du rhabdome correspond à celles des animaux témoins ; ni un allongement de la microvillosité, ni un élargissement de son diamétre ne sont perceptibles. La vacuolisation á la base des microvillosités est plus intense ; les vacuoles sont plus nombreuses et plus dilatées. Aucune modification générale du rhabdome n'a été observée.

Pigmentation :

La pigmentation de la cellule rétinulaire et celle de la cellule pigmentaire montrent quelques légéres modifications ultrastructurales. La séquence des deux types de grains, I et II, semble être accélérée, et le premier stade de la différenciation des grains correspondant aux saccules de réticulum endoplasmique vides, est presque toujours absent. La morphologie des stades intermédiaires des deux types de grains semble être légérement modifiée avec une tendance à l'apparition de formes aberrantes. Nous n'avons pas vu de migration apicale des grains dans l'ensemble de la rétine. L'appareil de Golgi semble plus actif que chez les témoins et présente une face de formation plus dilatée.

Mitochondries :

Les mitochondries dans les cellules rétinulaires et dans les cellules pigmentaires présentent des modifications importantes dans leur morphologie. À côté des mitochondries normales, non modifiées, il y a une importante population de mitochondries qui présentent un gonflement du volume général et une déformation marquée. Quelques-uns de ces organites présentent des altérations de la membrane externe, des crêtes et de la matrice.

La membrane externe présente des points de rupture et des déformations. Les crêtes dans quelques mitochondries disparaissent presque complétement, dans d'autres organites elles apparaissent fractionnées.

La matrice présente dans quelques organites des vacuoles de taille assez importante et des formations de type myélinique.

Formations myéliniques :

Des enroulements de type myélinique apparaissent dans le cytoplasme de la cellule rétinulaire et pigmentaire. Dans la cellule rétinulaire, on les trouve à proximité du rhabdomère. Quelques formations myéliniques se retrouvent accolées aux grains de pigment et, dans quelques cas, á l'intérieur des saccules de pigment en voie de remplissage.

Nerf optique :

Les axones montrent un réticulum endoplasmique lisse assez dilaté et certaines de leurs mitochondries présentent des aspects de gonflement et d'altération des crêtes.

Résultats de l'expérience 1b :

1,5 minute d'illumination chaque jour durant 15 jours. Intensité 1.500 Lux. Au total, 22,5 minutes d'illumination au moment de la fixation.

Source : MNHN, Paris

Rhabdome :

La différenciation du rhabdome apparaît plus avancée que chez le témoin.

Les microvillosités présentent un agencement spatial dans certains rhabdomes avec formation de nids d'abeille.

Dans certains rhabdomes, les microvilli sont dilatés irréguliérement. Ces dilatations sont de deux à trois fois plus larges que la microvilllosité. Quelques microvillosités sont élargies sur toute leur longueur, d'autres ne le sont que dans leur moitié externe.

Pigmentation :

Elle est plus avancée que la pigmentation du témoin. Une migration de la pigmentation est perceptible dans le sens apical de la rétine. L'extrémité apicale des cellules pigmentaires tend à recouvrir complètement l'espace entre la membrane prérétinienne et le rhabdome.

L'appareil de Golgi est très actif, il présente une face de formation assez dilatée. La formation de grains de pigment est accélérée avec une apparition de formes intermédiaires au modèle normal.

Les saccules du réticulum endoplasmique lisse qui servent de réceptacle aux grains de pigment de type II sont plus dilatés, et les grains de pigment de type II sont légèrement plus grands que chez les témoins.

Le cytoplasme de la cellule pigmentaire apparaît fort dense.

Mitochondries :

Un très petit nombre de mitochondries présentent des déformations structurales.

Formations myéloïdes :

De rares formations myéloïdes se retrouvent dans le cytoplasme.

Série expérimentale n° 2 :

6 minutes d'illumination chaque jour durant 8 jours (2a) et 23 jours (2b). Intensité 1.500 Lux. Au total 48 minutes d'illumination au moment de la fixation (2a).

Résultats de l'expérience 2a :

Rhabdome :

La différenciation du rhabdome apparaît légèrement plus avancée que chez le témoin.

Pigmentation :

Les séquences des deux types de grains I et II semblent être accélérées, avec apparition de formes aberrantes. Une migration apicale des grains de pigment n'est pas perceptible. L'appareil de Golgi est plus actif que chez les témoins avec une face de formation plus dilatée.

Mitochondries :

Certaines mitochondries dans les cellules rétinulaires et pigmentaires présentent des modifications importantes de leur morphologie : gonflement de leur volume et déformation, fractionnement des crêtes et matrices avec vacuoles et quelques formations myéliniques.

Nerf optique :

Le réticulum endoplasmique lisse est plus dilaté que chez le témoin. Le nombre de microtubules semble plus élevé.

Formations myéliniques :

Quelques formations myéliniques se retrouvent dans le cytoplasme, accolées aux grains de pigment en formation ou épars dans le cytoplasme.

Source : MNHN, Paris

Résultats de l'expérience 2b :

Au total, 138 minutes d'illumination au moment de la fixation, à raison de 6 minutes par jour, durant 23 jours.

Rhabdome :

Aucune modification n'est visible dans l'ensemble du rhabdome. L'organisation spatiale et la taille des microvilli correspondent à celles des témoins.

Pigmentation :

La différenciation de la pigmentation est plus avancée que chez le témoin. Une migration du pigment est perceptible dans le sens apical de la rétine. Le pigment occupe l'espace entre la membrane prérétinienne et le rhabdome.

Nerf optique :

Le réticulum endoplasmique lisse apparaît dilaté. Les mitochondries ont une matrice très dense et montrent une membrane externe légèrement boursouflée.

Mitochondries :

Quelques mitochondries montrent une altération de leur structure.
Les corps myéloïdes sont absents.

Série expérimentale n° 3 :

Résultats de l'expérience 3a :

1 h d'illumination, 1.500 Lux, au cours du 28e jour de développement.
Le cytoplasme de la vésicule optique apparaît intensément vacuolaire. Ces vacuoles sont formées par des dilatations du réticulum endoplasmique lisse. En général, le cytoplasme de la cellule de la vésicule est beaucoup plus dense, probablement par augmentation du nombre de ribosomes et des microtubules, qui sont plus nombreux que chez le témoin.
Dans les axones, le réticulum endoplasmique est plus dilaté.

Résultats de l'expérience 3b :

2 h d'illumination, 1.500 Lux, au cours du 28e jour de développement.
La sécrétion à l'intérieur de la cavité de la vésicule optique est plus avancée, il y a déjà formation de matériel lamellaire.

Pigmentation :

La différenciation des grains de type I est accélérée, avec apparition d'ensembles de grains et pigments réunis dans un même saccule. L'appareil de Golgi est très actif. Des formes intermédiaires apparaissent dans la séquence normale du grain de type I.

Mitochondries :

Les mitochondries présentent des altérations très marquées de leur morphologie : gonflement du volume général, éclatement de la membrane externe, fractionnement des crêtes, vacuolisation de la matrice, formation de corps myéloïdes dans la matrice.
Les mitochondries qui montrent ces altérations de structure sont assez nombreuses dans le cytoplasme de la cellule rétinulaire.
Le cytoplasme de la cellule rétinulaire est plus dense que chez le témoin, les ribosomes libres et les polysomes sont plus abondants. Les citernes du réticulum endoplasmique rugueux sont plus dilatées.

Source : MNHN, Paris

Résultats de l'expérience 3c :

4 h d'illumination, 1.500 Lux, au cours du 28e jour de développement.

Le cytoplasme de la cellule rétinulaire devient encore plus dense par l'augmentation du nombre de ribosomes libres et de polysomes.

Les mitochondries présentent les mêmes altérations de structure qu'au bout de deux heures d'illumination.

Série expérimentale n° 4 :

Résultats de l'expérience 4a :

1 h d'illumination, 1.500 Lux, au cours du 37e jour de développement.

Rhabdome :

Les microvillosités du rhabdome sont plus larges que chez le témoin. L'élargissement des microvilli est irrégulier, certains sont plus larges dans leur partie basale, d'autres dans la moitié distale. Une vacuolisation importante apparaît à la base des microvillosités et dans le cytoplasme autour du rhabdome. L'activité de pynocytose de la membrane à la base des microvilli est plus accentuée. Les vésicules hérissées et les vésicules lisses qui se dégagent sont plus nombreuses. La formation des corps multivésiculaires est plus avancée que chez les témoins.

Pigmentation :

La pigmentation montre deux réponses : d'abord une migration du pigment dans le sens apical de la rétine avec formation d'un écran pigmentaire autour du rhabdome jusqu'à la membrane prérétinienne, ensuite une accélération dans la différenciation des grains de type II.

Le réticulum endoplasmique forme les saccules de grains de type II démesurément élargis, certains fusionnant. Dans ces fusions de saccules pigmentaires, les membranes limitantes de chaque saccule disparaissent partiellement et dans quelques cas totalement. Ces saccules fusionnés occupent la totalité de la largeur de la cellule pigmentaire.

L'appareil de Golgi est très actif avec une face de formation très dilatée.

Mitochondries :

Quelques mitochondries présentent des altérations structurales, gonflement de volume, élargissement et allongement, fractionnement des crêtes, vacuolisation de la matrice, et quelques figures myéliniques dans la matrice.

Nerf optique :

Les axones montrent un réticulum endoplasmique lisse plus dilaté que chez le témoin.

Quelques grains de neurosécrétion à cœur dense apparaissent. Les microvésicules claires ont un diamètre plus grand que chez les témoins.

Résultats de l'expérience 4b :

2 h d'illumination, 1.500 Lux, au cours du 37e jour de développement.

Rhabdome :

La cellule rétinulaire montre une importante vacuolisation autour du rhabdome.

Pigmentation :

D'importantes dilatations du réticulum endoplasmique lisse apparaissent en contact avec les grains de type I

L'appareil de Golgi est très actif avec une face de formation très dilatée et sinueuse.

Des phases intermédiaires apparaissent dans la formation des grains de type I et II.

Source : MNHN, Paris

Résultats de l'expérience 4c :

4 h d'illumination, 1.500 Lux, au cours du 37e jour du développement.

Nerf optique :

Le nombre de microvésicules claires est beaucoup plus grand que dans l'expérience de 2 heures. Les grains de neurosécrétion sont plus abondants et d'un diamètre plus grand que dans cette dernière.

DISCUSSION.

De l'étude analytique des travaux réalisés sur l'action de la lumière et de l'obscurité sur la rétine des Arthropodes se dégagent certaines remarques générales :

1) Le matériel biologique d'expérimentation est différent pour chaque auteur et les études comparatives deviennent difficiles, voire impossibles dans certains cas.

2) La méthodologie employée par chaque auteur présente des différences soit dans le temps d'exposition, soit dans l'intensité lumineuse, soit dans les précautions prises pour éviter l'irradiation par des infrarouges ou des ultraviolets qui entraîne comme corollaire des lésions cellulaires.

3) La critique générale faite à ces travaux a été axée sur les problèmes de création d'artefacts due à la fixation.

Il est cependant nécessaire de souligner que, en dépit des problèmes que soulèvent ces critiques dans les travaux réalisés jusqu'à présent, il y a des résultats qui permettent aujourd'hui de mieux comprendre la physiologie de la rétine et même de donner une explication plausible de la présence de certains organites à caractère énigmatique.

Avant de discuter l'ensemble des résultats de nos expériences et de les comparer aux résultats obtenus chez d'autres Arthropodes, nous exposerons certaines données sur l'action de la lumière visible sur les systèmes physiologiques.

Sparrow et Rubin (1951) considèrent que l'énergie dans la région visible de la lumière peut affecter la structure chimique des systèmes biologiques. Ces auteurs proposent un schéma général d'action de la radiation par lequel l'absorption de la radiation produit une excitation moléculaire qui, à son tour, produit une ré-émission d'énergie affectant les réactions chimiques, les réarrangements moléculaires, les réactions biochimiques en chaîne, la polymérisation et la dépolymérisation.

Clark (1922) suggère que l'énergie lumineuse absorbée par un corps peut augmenter les mouvements moléculaires et augmenter ainsi la température. Pour cet auteur, les changements observés dans le taux de mortalité, dans l'histologie, l'anatomie, et dans les modèles de développement et de croissance, sont similaires aux altérations radiobiologiques et suggèrent que la radiation visible a une propriété photoélectrique.

Merken (1926) et Schlagel et Breden (1947) ont démontré que la lumière brillante peut affecter le métabolisme en augmentant le taux de consommation d'O2 chez les Poissons y compris chez les Poissons cavernicoles aveugles.

Eisler (1961) conclut dans son travail sur l'action de la lumière visible sur les embryons et larves de Salmonidés « Les processus par lesquels plusieurs systèmes physiologiques sont modifiés peuvent être attribués à l'action thermique photochimique et aux propriétés photoélectriques de la lumière ». L'effet thermique est indiqué par l'accélération de l'éclosion des embryons exposés à la lumière pendant les stades précoces du développement.

Cet auteur a signalé la diminution de la sensibilité à la radiation avec l'avancement de la différenciation de l'embryon, et considère que le degré de différenciation et le taux du métabolisme des cellules en division sont les facteurs qu'influence la radiosensibilité.

Dans l'ensemble, chez les Opilions, que ce soit dans les expériences de type cumulatif ou dans les expériences ponctuelles, l'action de la lumière s'est manifestée au niveau ultrastructural par une accélération générale des phénomènes de synthèse, et par une action sélective au niveau des membranes.

Source : MNHN, Paris

Eguchi et Waterman (1967) ont montré, chez *Libinia emarginata*, que le nombre des ribosomes libres et le réticulum endoplasmique rugueux augmentent sous l'action de la lumière.

White et Sundeen (1967), chez la larve d'*Aedes aegypti*, démontrent qu'après 30′ d'illumination le nombre des ribosomes augmente, qu'après 2 h d'illumination les polysomes disparaissent, et que le réticulum endoplasmique rugueux continue d'augmenter pendant 12 heures. Ces auteurs émettent l'hypothèse que la synthèse des protéines augmente dans les photorécepteurs excités par la lumière.

Such (1975), chez *Carausius morosus*, signale que le réticulum endoplasmique rugueux perd ses ribosomes et que le nombre de polysomes augmente sous l'action de la lumière.

Dans nos expériences, en général, les ribosomes et les polysomes augmentent sous l'action de la lumière mais l'augmentation est beaucoup plus importante dans l'action ponctuelle de 1 h à 4 h au début de la différenciation du photorécepteur (exp. n° 3). L'augmentation de ribosomes est très marquée dans les cellules de la vésicule optique après une heure d'illumination (exp. n° 3a) où la synthèse des membranes de la cavité est accélérée.

Le réticulum endoplasmique lisse réagit en général par une dilatation plus ou moins accentuée dans toutes les cellules de la rétine et dans tous les systèmes auxquels il participe. Il forme des vacuoles dans la cellule de la vésicule optique, et cette vacuolisation est plus accentuée aux premiers stades de la différenciation (exp. n° 3a). Dans le photorécepteur, le réticulum endoplasmique lisse est dilaté dans le système pigmentaire, autour du rhabdome, et dans les axones. La formation des saccules pigmentaires par le réticulum est accélérée dans toutes les expériences.

Le problème de la vacuolisation du réticulum endoplasmique lisse autour du rhabdome, qui a reçu le nom de « Palissade » par Horridge et Barnard (1965), est un phénomène controversé. Ces auteurs ont démontré, chez *Locusta migratoria*, que l'adaptation à l'obscurité produisait des dilatations des citernes du réticulum autour du rhabdome. L'adaptation à la lumière dispersait ces citernes en vacuoles. Perrelet (1970), chez l'Abeille, observe aussi un phénomène de palissade.

Such (1975), au contraire, chez *Carausius morosus*, étudiant ce phénomène, arrive à la conclusion qu'il s'agit d'un artefact de fixation dû à l'emploi d'un seul liquide de fixation ou aux problèmes d'osmolarité.

Such a en partie raison, puisque les problèmes généraux de fixation et d'osmolarité ne sont jamais complètement résolus, mais le problème est de savoir à quel moment nous avons la meilleure fixation, étant donné que la « fixation est en soi un artefact ». Dans notre matériel, la vacuolisation la plus accentuée autour du rhabdome a lieu dans l'exposition de 2 h le 37e jour (exp. n° 4b). En revanche, les animaux témoins ne montrent pas cette dilatation.

La plupart des auteurs qui ont expérimenté l'action de la lumière ou de l'obscurité se sont particulièrement intéressés aux microvilli du rhabdome.

Eguchi (1965) montre, chez des *Procambarus clarkii* maintenus dans l'obscurité pendant trois mois, une désorganisation des microvillosités dans le rhabdome et une augmentation du diamètre des membranes des microvillosités.

Eguchi et Waterman (1966) confirment ces observations et observent que chez des *Artemia salina*, maintenus en obscurité pendant trois mois, l'organisation spatiale des microvilli était « virtually destroyed ».

Röhlich et Törö (1965) affirment que chez *Daphnia pulex*, la lumière provoque une désintégration du rhabdomère après 20 à 60′ d'exposition.

White (1967), dans une série d'expériences sur la larve d'*Aedes aegypti*, examine l'action de la lumière sur le rhabdome dans quatre lots expérimentaux : larves privées de lumière pendant le développement, larves adaptées à la lumière, alternant lumière et obscurité et fixées après plusieurs heures d'illumination, larves privées de lumière et exposées pour 5′, 10′, 30′, 1 h, 2 h, 6 h, 12 h et 24 h à la lumière.

Les résultats de White démontrent que dans les yeux maintenus en obscurité, le volume du rhabdome est cinq fois plus grand que chez les animaux exposés continuellement à la lumière après l'éclosion. Chez les animaux privés de lumière et illuminés postérieurement pendant 24 h, le rhabdome se réduit de volume, et après 24 h d'illumination, il a le volume d'un rhabdome exposé continuellement à la lumière.

Source : MNHN, Paris

Les microvilli des animaux adaptés complètement à la lumière varient de forme, de diamètre et d'arrangement spatial.

Les microvilli des animaux privés de lumière sont deux fois plus larges que ceux adaptés à la lumière ; ils sont sinueux plutôt que droits et présentent une désorganisation spatiale en sections longitudinales.

Parmi ces résultats, White signale une transition entre l'état privé de lumière et l'adaptation à la lumière qui consiste dans l'union des deux membranes des microvillosités adjacentes, avec disparition de l'espace entre les microvillosités. Pour cet auteur, cette jonction serait l'état initial de l'adaptation à la lumière qui, postérieurement, au cours de 12 à 24 h acquiert l'état complet d'adaptation. White signale l'importance de la formation de vésicules hérissées et la diminution de taille des microvilli.

White considére que la diminution de la surface membranaire du rhabdome dans l'adaptation à la lumière est deux à trois fois plus grande par rapport à l'adaptation à l'obscurité. Il considére que la vésiculation de la membrane du microvillus est responsable de cette perte de surface membranaire. Ainsi, la lumière provoque une diminution de la surface par deux processus, une réorganisation moléculaire de la membrane et une perte de fragments de membrane sous la forme de vésicules de pinocytoses.

Les résultats exposés par White suggèrent deux remarques. La premiére concerne la jonction entre microvillosités au début de l'adaptation à la lumière. Perrelet (1969) a démontré par l'emploi du lanthane que les microvilli présentent entre eux des jonctions de type « gap », il est donc difficile de savoir si les jonctions de White au début de l'adaptation sont dues à la lumière ou si elles font partie de la structure normale du rhabdome. Peut-être toutes les microvillosités ne sont-elles pas en contact gap et pendant l'adaptation à la lumiére leur nombre augmente-t-il, mais il faudrait le démontrer, puisque jusqu'à présent la plupart des Arthropodes présentent ce type de jonction.

La seconde remarque se référe au phénomène de pinocytose de la membrane du rhabdome qui, par sa relation avec les corps multivésiculaires, comme nous l'avons signalé au chapitre précédent, constitue l'apport fondamental de White au probléme de la dégradation et du renouvellement membranaire.

Kabata, Tominga et Kuwabara (1968) ont étudié sept espèces d'Arthropodes maintenus en obscurité totale. Dans tous les cas, même chez *Procambarus clarkii* et *Artemia salina*, la disposition spatiale et la morphologie des rhabdoméres étaient normales. La fixation employée était le glutaraldéhyde. Ces auteurs ont étudié des *Drosophila melanogaster* maintenues en obscurité totale pendant 312 générations et le rhabdome était normal. En revanche, dans les yeux de certains Crabes et de la Drosophile fixés au tétraoxyde d'osmium, quelques rhabdomères montraient des microvilli atypiques. Dans le cas de la Drosophile, le degré d'altération de la membrane augmente avec la concentration d'O_sO_4 et avec la durée de la fixation.

Bähr (1972) montre chez *Lithobius forficatus* que l'adaptation à l'obscurité produit une forte dilatation du réticulum endoplasmique lisse, lequel représente entre 34 et 42 % de la section transversale de l'ocelle.

Sous l'action de l'illumination (250 Lux), cette dilatation est réduite à 6 ou 7 % pendant les premières 60′.

Chez *Creophilus erytrocephalus*, Meyer-Rochow (1972) a démontré que pendant l'adaptation à l'obscurité, l'espace intercellulaire augmente considérablement de taille. Au cours de l'adaptation à la lumière, après 3 heures sous 1.800 Lux, quatre des sept espaces intercellulaires ont presque complètement disparu, les trois espaces qui restent ont diminué de taille.

Chez les Opilions *Oligolophus agrestis* et *Opilio parietinus*, Curtis et Person (1972) ont démontré qu'après 24 h d'obscurité, les microvilli de plusieurs rhabdomes se fragmentent et le système membranaire du rhabdome devient lamellaire. Les microvilli ont un aspect concentrique en section transversale. Quelques rhabdomes perdent complètement leur organisation, d'autres restent inchangés. Quelques rhabdomes montrent des zones à microvilli et des zones à lamelles. Le diamètre des microvillosités est de l'ordre de 650 Å, en comparaison des 800 Å dans l'adaptation à la lumière.

Ce phénomène d'altération des microvillosités est accompagné d'une vésiculation intense, en rapport avec les lamelles. Le nombre des vésicules péri-rhabdoméniques est plus élevé pendant l'adaptation à l'obscurité.

Source : MNHN, Paris

Chez *Apis mellifica*, Grundler (1973) a étudié le diamètre des microvilli du rhabdome après une exposition à la lumière diffuse, ou une illumination avec une intense lumière blanche de différentes longueurs d'onde. Cet auteur n'a pas trouvé de différences significatives. Après une exposition de 60 minutes, les microvilli avaient un diamètre plus grand, approximativement d'un tiers. D'après Grundler, la lumière monochromatique ne cause pas de changements morphologiques reproductibles dans le rhabdomère.

Dans nos expériences, deux réponses générales du rhabdome attirent l'attention ; la lumière provoque une accélération de la différenciation et de la disposition spatiale des microvilli, avec formation de nids d'abeille en avance sur les témoins (exp. 1b et 2a).

Dans certains rhabdomes les microvillosités sont irrégulièrement dilatées et ces dilatations sont deux à trois fois plus grandes que chez le témoin (exp. 1b et 4a).

Dooc, la lumière, soit dans les expériences cumulatives (1b), soit dans les expériences ponctuelles (3a et 4a), agit sur la différenciation du rhabdome et sur la disposition spatiale des microvillosités.

Un organite du photorécepteur des Arthropodes étudié en relation avec l'adaptation à la lumière est celui des corps multivésiculaires.

Le problème des corps multivésiculaires et de l'adaptation à la lumière est l'un des problèmes fondamentaux de la physiologie du photorécepteur. Comme nous l'avons vu au chapitre précédent, la formation des corps multivésiculaires dans le photorécepteur est intimement liée au processus de pinocytose de la membrane du rhabdomère. La plupart des auteurs qui ont travaillé sur la rétine se sont intéressés à élucider l'origine de ces corps, soit à comprendre leur rôle physiologique. Les travaux d'Eguchi et Waterman (1967) et de White (1968) ont permis d'avancer dans la compréhension de ces problèmes.

Pour Eguchi et Waterman (1967), l'adaptation à l'obscurité diminue le phénomène de pinocytose, pendant que l'adaptation à la lumière augmente la pinocytose distale et proximale. Pour ces auteurs, les corps multivésiculaires sont fortement affectés par l'adaptation à la lumière. Dans les rétines adaptées à la lumière, le nombre des corps est deux fois plus important que dans les rétines adaptées à l'obscurité.

En conclusion de leur travail, Eguchi et Waterman émettent l'hypothèse que les corps multivésiculaires se transforment en corps vésiculaires et lamellaires, et que ceux-ci se transforment à leur tour en corps lamellaires. Ces corps lamellaires serviraient de dépôt temporaire pour les produits de destruction de la membrane du rhabdome. Pendant l'adaptation à l'obscurité, le photopigment se resynthétiserait en employant le contenu des corps lamellaires qui diminuent rapidement en nombre.

White (1968) démontre, dans les yeux larvaires du Moustique *Aedes aegypti*, qu'après l'exposition à la lumière du Moustique qui en avait été privé, les corps multivésiculaires de type 1 se forment en 1/2 h à 1 h ; qu'après 2 h d'illumination apparaissent les corps de types 2, 3, et 4 ; qu'après 6 h, tous les types sont présents, et qu'après 12 h d'illumination, le nombre de tous les types de corps augmente.

Après l'incorporation de Ferritine, White démontre que ce marqueur ne pénètre pas à l'intérieur des microvilli. La Ferritine, à l'intérieur du photorécepteur, se trouve seulement dans les vésicules hérissées et dans les corps multivésiculaires et corps lamellaires. Il n'y a pas de Ferritine libre dans le cytoplasme.

Les corps multivésiculaires de type 1 étaient marqués après 1/2 h et les corps de type 2 à 5 l'étaient après 2 1/2 h de marquage.

White, après plusieurs considérations théoriques, suggère que le système des corps multivésiculaires fait partie intégrante d'un cycle de destruction et renouvellement de la membrane du rhabdomère.

Comme nous l'avons signalé dans le chapitre précédent, le phénomène de pinocytose de la membrane du rhabdome est un phénomène continu depuis le début de la différenciation. Dans nos expériences cumulatives, il est difficile d'évaluer l'augmentation de la vésiculation ; en revanche, dans l'expérience (n° 4a), après 1 h d'exposition, l'activité de pinocytose est plus accentuée que chez les témoins. Ce phénomène est mieux encore perçu dans l'expérience n° 4b où l'âge de 37 jours permet de visualiser le début de la formation des corps multivésiculaires.

L'action de la lumière sur la pigmentation de la rétine a engendré de nombreux travaux parmi

Source : MNHN, Paris

les Arthropodes. Chez les Insectes, dans les yeux par superposition comme par exemple chez les Papillons (Bernhard, 1967), les grains de pigment dans les cellules pigmentaires migrent le long de l'ommatidie et arrivent à atténuer la lumière que reçoit le rhabdome et changent la résolution spatiale du modèle de l'ommatidie.

Dans les yeux par apposition, la position des grains de pigment dans les cellules pigmentaires ne change pas significativement, mais dans les cellules rétinulaires, le pigment migre radialement de quelques microns, changeant ainsi la quantité de lumière dans le rhabdome.

Kirschfeld et Franceschini (1969), Menzel et Lange (1971), Menzel (1972), Menzel et Knaut (1973), Kolb et Autrum (1974) ont établi que chez la Mouche comme chez la Fourmi, la lumière est conduite à travers le rhabdome par réflection totale. Si la diffraction change dans le pourtour du rhabdome, le changement de l'angle de la réflection totale permet à la lumière de sortir du rhabdome et d'être absorbée ou réfléchie par les granules du pigment.

Kirschfeld et Franceschini (1969) suggérent que les changements dans le milieu autour de 0,5 μ du faisceau lumineux contrôlent le flux lumineux dans le rhabdome. Ces auteurs montrent que l'atténuation de la lumière causée par le mouvement du pigment survient entre 2 et 5 secondes. Les mêmes auteurs décrivent aussi le mouvement du pigment à l'obscurité, mais comme une réponse au traitement par le CO2. Comme le CO2 dépolarise le photorécepteur, Menzel et Knaut (1973) suggérent que la dépolarisation du récepteur causerait la migration du pigment. Le mouvement sélectif du pigment comme réponse à une illumination chromatique supporte cette interprétation.

Menzel et Knaut (1973) ont étudié le mouvement du pigment de *Formica polyctena* pendant l'adaptation à la lumière naturelle et après une adaptation chromatique sélective. Pendant l'adaptation à la lumière naturelle, le mouvement du pigment est un processus biphasique, une première phase se produit à une brillance relativement basse de 1 à 100 Lux, et une seconde phase à une haute brillance de plus de 5.000 Lux. Leur hypothèse est que le changement dans la distribution chromatique de la lumière au moment du lever du soleil provoque une diminution de la concentration du photopigment non blanchi avec une diminution de l'excitabilité du photorécepteur. L'adaptation chromatique montre que l'ommatidie possède deux récepteurs d'U.V. (1c + 5) et six récepteurs dans le vert (2-3-4-6-7-8).

Chez le Myriapode *Lithobius forficatus*, Bähr (1972) suggère que l'action de la lumière, en provoquant une diminution du réticulum endoplasmique et une migration du pigment, pourrait être considérée comme un mécanisme pupillaire.

Parmi les Arachnides, Scheuring (1913) et Machan (1966, 1968) ont observé chez les Scorpions la migration du pigment dans la rétine comme conséquence de l'action de la lumière.

Postérieurement, Fleissner (1972, 1974) a étudié chez *Androctonus australis* l'adaptation circadienne et la migration du pigment dans les cellules de la rétine des yeux médians.

Cet auteur a établi qu'en obscurité constante, l'ERG se compose de deux phases différentes : la phase diurne (sensibilité faible) et la phase nocturne (sensibilité élevée). La période diurne peut aller jusqu'à 8 h 30 environ et la nocturne atteindre environ 9 h. Le laps de temps compris entre les deux phases étant d'environ 2 h 30.

En obscurité constante, la longueur de la période s'éloigne des 24 h. La relation phase/jour de 24 h peut se décaler sur plusieurs cycles. Ce qui prouve que l'adaptation périodique est un rythme circadien auto-entretenu.

La migration pigmentaire dans les cellules rétiniennes est le mécanisme le plus important impliqué dans le changement de sensibilité circadienne. Dans la période comprise entre les phases diurne et nocturne, les granules pigmentaires migrent vers les régions proximales des cellules ; de la phase nocturne à la phase diurne, ils migrent vers les régions distales situées en avant des rhabdomes, et ceci en dépit d'une obscurité constante. Fleissner suggère, en face de ces résultats, que la migration du pigment seule serait suffisante pour expliquer les changements de sensibilité de type circadien.

Dans nos propres résultats, deux réponses générales de la pigmentation à l'action de la lumière sont perceptibles soit dans les expériences cumulatives, soit dans les expériences ponctuelles. Tout d'abord une accélération du processus de formation des grains et une migration du pigment dans le sens apical de la rétine. Ces deux phénomènes sont perceptibles dans les cellules pigmentaires et rétinulaires. L'accé-

Source : MNHN, Paris

lération du processus de pigmentation n'est pas signalée dans la littérature, probablement parce que les différents auteurs se sont adressés à des animaux adultes où la différenciation du pigment est pratiquement terminée. Mais il est important de signaler que la réponse de l'appareil de Golgi à l'action de la lumière se manifeste depuis les premiers jours de la différenciation de la rétine. Aussi la réaction du réticulum endoplasmique lisse qui forme les saccules pigmentaires nous semble importante. Cette réaction du réticulum devient plus importante au cours de la formation du grain de type II, et particulièrement dans les expériences ponctuelles des animaux de 37 jours où plusieurs saccules se réunissent et fusionnent. Un autre aspect de l'accélération du processus de pigmentation est l'apparition de formes intermédiaires dans les grains et même de formes de grains telles que plusieurs grains sont réunis à l'intérieur d'un même saccule.

Le processus de migration du pigment est particulièrement net dans les expériences ponctuelles sur les animaux de 37 jours où la pigmentation arrive à former un écran entre le rhabdome et la membrane prérétinienne. Cette manifestation de l'adaptation à la lumière pourrait être considérée comme un mécanisme naturel de pseudo-pupille (Franceschini, 1972).

L'augmentation du nombre des grains de neurosécrétion au sens large du terme dans le nerf optique, dans les expériences ponctuelles (exp. 4a, b, c), pourrait être rapprochée des résultats de Fleissner et Schliwa (1977), mais dans notre matériel nous n'avons pas retrouvé les terminaisons neurosécrétrices au niveau du rhabdome.

Fleissner et Schliwa (1977) ont mis en évidence chez *Androctonus australis* de nombreuses fibres neurosécrétrices qui établissent des contacts synaptiques avec les cellules rétinulaires. Le nombre de fibres associées à un rhabdome varie entre 10 et 20. Ces auteurs suggèrent que ces fibres neurosécrétrices dans la rétine représentent une voie efférente pour le contrôle du cycle circadien des mouvements du pigment.

Les modifications et les altérations de la structure des mitochondries au cours des expériences d'illumination nous semblent fondamentalement liées en premier lieu au caractère embryonnaire des tissus exposés et à leur fragilité, et en second lieu à la durée de l'exposition. Les mitochondries des cellules plus âgées résistaient mieux que les cellules au début de la différenciation.

Un grand nombre de modifications physiologiques et pathologiques de la structure des mitochondries ont été signalées dans la littérature spécialisée (Rouiller, 1960). Le travail de Wohlgarht-Botterman (1958) sur *Paramecium caudatum* est une des rares études sur l'action de l'irradiation roentgen et de la température sur les mitochondries. Les modifications structurales obtenues par cet auteur sont comparables à celles de nos expériences, surtout les altérations dues à l'action de la température.

La dégénérescence myélinique des mitochondries a été observée dans le foie humain, dans un épithélium du cholédoque par Jezequel (1959). Cet auteur trouve des mitochondries exagérément grandes avec des structures myéliniques dans leurs matrices, et il conclut qu'à la suite d'une altération enzymatique, la mitochondrie devient incapable d'assurer des oxydations normales et que, en même temps qu'un trouble du métabolisme général, il se produit une dégénérescence dans le corps de la mitochondrie.

Conclusions.

Les cellules embryonnaires de la rétine répondent à l'action de la lumière blanche dés les premiers jours de leur différenciation.

Sous l'action de la lumière, le processus général de différenciation cellulaire est accéléré, soit au niveau de la différenciation des microvillosités du rhabdome et de leur agencement dans l'espace, soit au niveau de la synthése des membranes dans la vésicule optique, soit au niveau de la différenciation du pigment.

Les ribosomes et les polysomes augmentent dans les cellules de la vésicule optique, dans le photorécepteur et dans la cellule pigmentaire.

La dilatation des microvilli du rhabdome, dilatation irréguliére dans leur longueur et irréguliére sur la totalité du rhabdome, semble être une réponse générale du rhabdomére à l'action de la lumiére.

Source : MNHN, Paris

Le réticulum endoplasmique lisse réagit à la lumière par une dilatation. Cette réaction est générale quels que soient le type cellulaire et la zone de la rétine observée.

L'appareil de Golgi est activé par l'action de la lumière et ses faces de formation et de maturation sont fortement dilatées.

Les mitochondries sont fortement affectées par l'action de la lumière, et ceci en rapport direct avec l'âge de la cellule et avec la durée de l'exposition.

Le processus de la différenciation du pigment est accéléré par l'action de la lumière, au niveau de la synthèse du pigment et au niveau de la formation des grains. Ce phénomène est semblable dans les cellules pigmentaires et photoréceptrices.

La migration des grains de pigment et la formation d'un écran pigmentaire entre le rhabdome et la membrane prérétinienne sous l'action de la lumière, peuvent être considérées comme une réaction de type pupillaire.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

RECHERCHES ULTRASTRUCTURALES SUR LE DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE DE L'ŒIL

INTRODUCTION

Dans ce chapitre, notre propos est d'analyser les changements de structure de l'œil qui surviennent au cours du développement postembryonnaire. Naturellement, les principaux changements ont trait aux problèmes de la croissance, mais les phénomènes de régression dans la série cavernicole des *Ischyropsalis* présentent un intérêt indéniable pour la compréhension de certaines structures rudimentaires que l'on rencontre chez les animaux cavernicoles adultes.

RÉSULTATS

A. — Étude chez *Ischyropsalis luteipes* — Nymphes.

1. *Appareil dioptrique.*

Comme nous l'avons étudié dans les deux premiers chapitres, la différenciation de l'appareil dioptrique se réalise au cours de la phase d'organogenèse larvaire et de la phase larvaire. À l'éclosion, la première nymphe possède un œil fonctionnel avec un apparel dioptrique complet, mais de taille réduite par rapport à celui de l'animal adulte.

a) Corps vitré. Les cellules du corps vitré de la première nymphe ont sensiblement la même taille que celles de la larve, autour de 18 μ de hauteur. Comme chez la larve, les cellules vitrées montrent un grand développement du réticulum endoplasmique rugueux en rapport avec l'activité de sécrétion du cristallin. Le phénomène de différenciation cellulaire, produisant un changement notable dans la structure de la cellule vitrée, se trouve accentué chez la première nymphe par rapport à la larve.

Quelques cellules vitrées présentent une diminution de certains organites cytoplasmiques, essentiellement le réticulum endoplasmique rugueux, les ribosomes et les polysomes, les grains de sécrétion golgienne qui donnent la matière fondamentale du cristallin, les microtubules et les mitochondries. Ces derniers organites montrent une matrice claire avec peu de crêtes, et quelques mitochondries présentent des signes de division. Les villosités apicales de la cellule deviennent plus courtes. Ces cellules en voie de différenciation n'occupent pas un site déterminé et se retrouvent à côté de cellules en activité de sécrétion.

Ces deux types d'activité de la cellule vitrée, sécrétion et différenciation, se continuent tout au long de la période postembryonnaire. La taille de la cellule semble se modifier légèrement au cours de la

Source : MNHN, Paris

quatrième nymphe et une légère augmentation de la hauteur (2 μ) de quelques cellules est perceptible. Le phénomène de différenciation cellulaire s'accentue particulièrement à partir de la quatrième nymphe et l'aspect de certaines cellules est identique à celui décrit chez les Opilions adultes par Curtis (1970).

b) Le cristallin. La croissance du cristallin au cours du développement postembryonnaire est une croissance de type continu. La hauteur du cristallin au cours du développement postembryonnaire passe de 45 μ chez la Ny I à 50 μ, 90 μ, 115 μ, 145 μ pour se stabiliser entre 180 et 200 μ chez l'animal adulte. La hauteur du cristallin double entre la première nymphe et la quatrième ainsi qu'entre la quatrième et la cinquième, en passant respectivement de 45 μ à 90 μ et de 90 μ à 190 μ. Le cristallin croît plus rapidement dans la deuxième période du développement postembryonnaire.

c) Cornée. La cornée se présente chez les Opilions comme une spécialisation superficielle du cristallin. Constituée du même matériel que le cristallin, elle prend une forme lamellaire comprenant plusieurs strates. Les lamelles les plus superficielles sont les plus compactes. La cornée s'épaissit au cours du développement postembryonnaire et elle est rejetée à chaque exuviation. Son épaisseur est de 1,5 μ à la première nymphe et de 2,5 μ à l'état adulte. La structure lamellaire de la cornée agit probablement comme un filtre d'interférence en face de la lumière, comme cela a été signalé chez certains Insectes par Bernard et Miller (1968).

2. *Membrane prérétinienne.*

La membrane prérétinienne mesure de 0,4 à 0,6 μ d'épaisseur près de l'axe optique de l'œil ; elle s'épaissit à la périphérie du corps vitré et de la rétine pour atteindre 0,7 à 0,9 μ puis 2 à 3 μ.

Elle est formée près de l'axe optique de deux membranes basales à peu près parallèles, de 400 à 800 Å d'épaisseur, l'une étant située contre le corps vitré et l'autre contre la rétine, qui enserrent un matériel granulaire irrégulièrement dispersé.

À d'autres endroits, en particulier à la périphérie, les membranes basales se délaminent chacune en deux à quatre lames de 400 Å d'épaisseur à peu près parallèles entre elles, s'écartant les unes des autres à la périphérie et enserrant un matériel granulaire ou fibrillaire.

La partie basale des cellules du corps vitré est en contact avec la membrane prérétinienne. À la face opposée, contre la rétine, la membrane basale présente quelques invaginations situées entre les parties apicales de deux cellules rétiniennes et pigmentaires. Ces invaginations renferment le même matériel granulaire ou fribrillaire.

L'épaisseur de la membrane prérétinienne d'*Ischyropsalis luteipes* est du même ordre que celle des Opilions Phalangiidae et Nemastomatidae étudiés par Curtis (1970) ; sa structure rappelle la structure en bandes de la membrane prérétinienne d'*Opilio parietinus* et de *Nemastoma lugubre* avec un nombre de lames plus élevé chez *I. luteipes* (5 à 6) que chez *O. parietinus* (2) et *N. lugubre* (3 à 4).

3. *Rétine.*

a) Rhabdome. Au cours du développement postembryonnaire, la rétine augmente de volume. Cette augmentation du volume global de la rétine est due à une augmentation de la hauteur de la rétinule et non à une augmentation du nombre de cellules de l'organe. Les cellules de la rétinule se différencient au cours de la voie intrachorionale, soit pendant la cinquième phase du développement embryonnaire, soit pendant la phase d'organogenèse larvaire, ainsi que pendant la vie larvaire. La hauteur totale de la rétine de la première nymphe est de 80 μ et elle augmente en moyenne de 10 μ par stade nymphal pour se stabiliser autour de 150 μ chez l'adulte.

Dans le photorécepteur, un des aspects structuraux les plus marquants au cours du développement postembryonnaire est la croissance du rhabdomère. Cette croissance se manifeste dans l'accroissement de la hauteur et non dans celui de la longueur des microvillosités.

La hauteur du rhabdomère à la phase larvaire qui mesurait autour de 10 μ, atteint 17 μ chez la première nymphe, 20 μ chez la deuxième, 22 μ chez la troisième pour se stabiliser autour de 30 μ chez l'animal adulte. La longueur et le diamètre des microvillosités ne changent pratiquement pas au cours du développement postembryonnaire, c'est-à-dire que la longueur reste de 2 μ et le diamètre de 1.100 Å.

Purcell (1894) a montré que la forme du rhabdome change selon la hauteur de la section. Il en

Source : MNHN, Paris

est ainsi chez *I. luteipes* ; le rhabdome présente une disposition ovale presque circulaire dans sa partie distale et il prend progressivement une forme rectangulaire avec des déformations latérales vers la région basale. La disposition en trèfle décrite par Purcell chez *Leiobunum rotundum* ne se retrouve pas chez cette espèce.

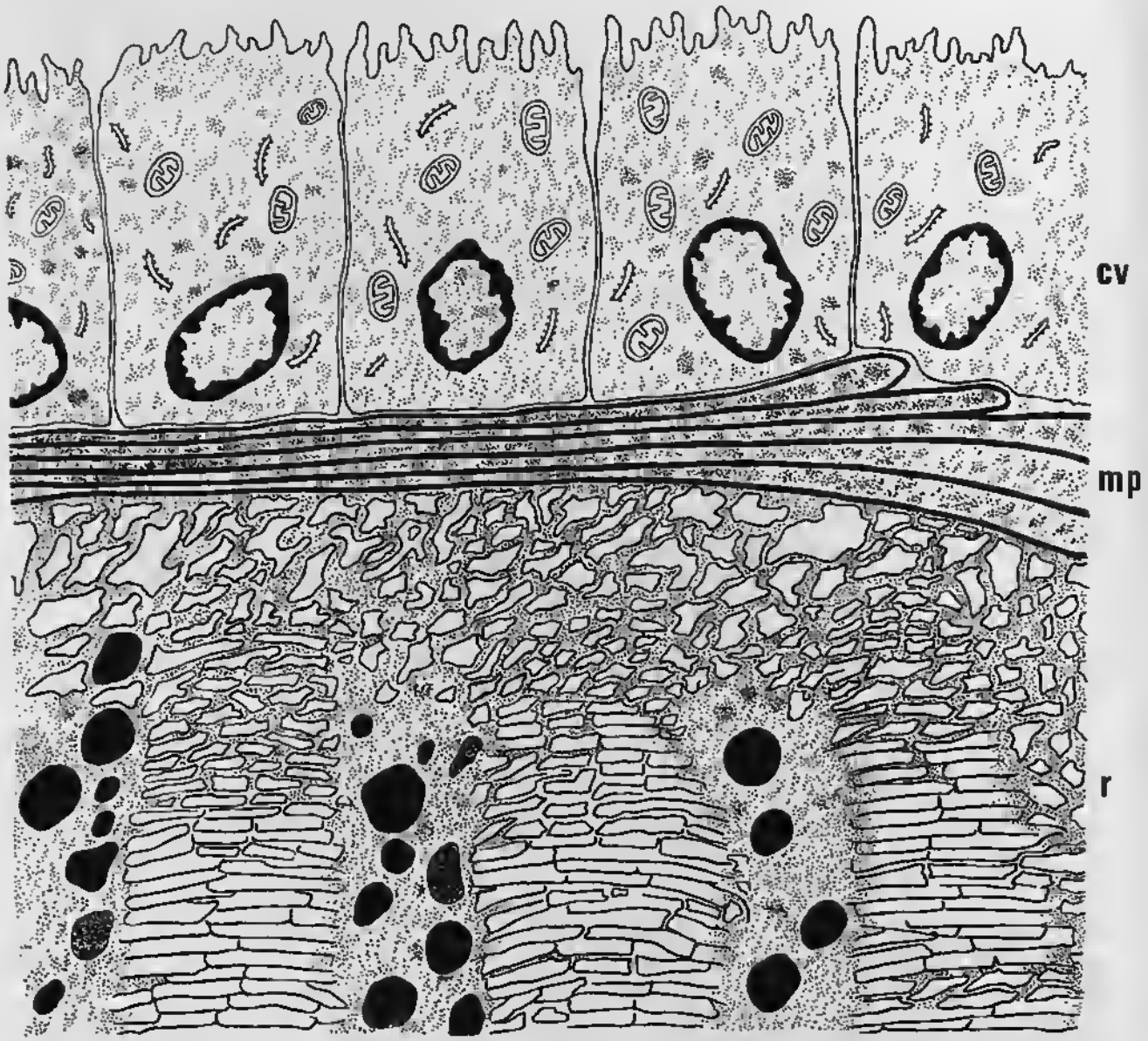


FIG. 18. Schéma de la disposition de la membrane prérétinienne (m.p.) entre les cellules vitrées (c.v.) et la rétine (r.) chez *Ischyropsalis luteipes*.

b) Corps multivésiculaires. Comme nous l'avons signalé dans le deuxième chapitre, les corps multivésiculaires continuent à se former pendant le développement postembryonnaire. La taille de ces corps augmente considérablement et dans quelques cas ils atteignent 3 μ de diamètre.

c) Centriole. L'augmentation de taille considérable de la moitié apicale du photorécepteur ne permet pas une recherche aisée du centriole. Mais dans quelques cas où la bonne orientation de la coupe

Source : MNHN, Paris

le permet, le centriole apparaît à une certaine distance du bord du rhabdomère et il présente la même structure qu'aux périodes embryonnaire et larvaire.

d) Pigmentation. Le processus de différenciation de la pigmentation continue tout au long de la periode postembryonnaire. Comme nous l'avons signalé dans le deuxiéme chapitre, il y a formation de deux types de grains de pigment ; pendant la vie postembryonnaire, c'est le deuxiéme type de grain qui continue à se différencier. Les organites qui participent à ce phénoméne sont les mêmes que pendant les périodes précédentes, à savoir le complexe golgien et le réticulum endoplasmique lisse. Les phases de la formation des grains sont les mêmes et seulement de légéres modifications dans la morphologie du remplissage des grains sont perceptibles.

Étant donné la croissance importante des cellules, le phénomène de différenciation du pigment semble plus important qu'aux étapes précédentes.

Dans les cellules de la rétine chez la nymphe 1, l'appareil de Golgi est constitué par de nombreux dictyosomes atteignant une longueur de 2,3 à 2,7 μ. Ces dictyosomes sont constitués par l'empilement de trois à quatre saccules d'un diamètre moyen de 310 Å, séparés par un espace de la même valeur.

Par sa face proximale ou de formation, l'appareil de Golgi est en étroit contact avec le réticulum endoplasmique lisse, lequel semble participer au renouvellement des saccules. En effet, plusieurs images nous montrent des vésicules du réticulum qui viennent s'accoler aux saccules golgiens. Ces vésicules proviennent du réticulum avoisinant et quelquefois semblent provenir des dilatations du réticulum lisse.

Par sa face distale ou de maturation, l'appareil de Golgi, par un processus de bourgeonnement de l'extrémité des saccules, élabore différents types de vésicules et vacuoles de densité variable. Cette face due au bourgeonnement et à la solution de continuité des saccules distaux présente un aspect fenestré. Parmi les vésicules denses, nous pouvons signaler un type constitué par des vésicules d'une taille allant de 600 à 920 Å, qui vont directement vers les progranules de pigment formés par des dilatations du réticulum lisse. Des vésicules moins denses aux électrons, de l'ordre de 1.200 à 1.500 Å, sont aussi élaborées par la face distale. Il est à signaler la contiguïté assez étroite entre les vésicules denses élaborées par l'appareil de Golgi et le réticulum lisse.

e) Neurosécrétion. Des grains de sécrétion à cœur dense semblables aux grains de neurosécrétion au sens large du terme sont présents dans le cytoplasme de la cellule rétinulaire. Ils se retrouvent dans quelques cas à proximité des zones golgiennes en activité de sécrétion de pigment.

f) Altérations du rhabdome de la nymphe 2. Certains individus présentent des altérations de la morphologie des microvillosités du rhabdome. Ces altérations dans quelques rétinules sont dues à un élargissement des microvilli qui, dans certains cas, atteignent trois à quatre fois la largeur normale. Dans certains rhabdomes, deux rhabdoméres ou plus sont dilatés ; dans d'autres cas, il y en a un seul.

Ces dilatations ne comprennent pas toutes les microvillosités du même rhabdomère, puisque à côté de ces dilatations se retrouvent des nids d'abeille de taille normale.

Les microvillosités dilatées sont remplies d'un matériel granulaire dense aux électrons.

B. — ÉTUDE CHEZ *Ischyropsalis pyrenaea*.

1. *Appareil dioptrique*.

La structure de l'appareil dioptrique chez cette espèce ne diffère pas de celle d'*Ischyropsalis luteipes*, la seule différence se retrouve dans la dimension de certaines parties.

a) Corps vitré. La cellule vitrée mesure environ 16 μ pendant le premier stade nymphal ; elle atteint 18 μ à la deuxième nymphe et se stabilise dans cette taille jusqu'à l'état adulte.

b) Cristallin. Le cristallin mesure 39 μ pendant la premiére nymphe, 45 μ à la deuxième, 70 μ à la troisième, 90 μ à la quatrième, 115 μ à la cinquiéme, 135 μ à la sixiéme pour se stabiliser à 150 μ à l'état adulte. La croissance du cristallin est régulière pendant la période postembryonnaire et ne montre pas une augmentation brusque dans la deuxième partie du développement nymphal.

c) Cornée. La cornée chez cette espèce mesure 1 μ pendant le premier stade nymphal pour atteindre 2,5 μ à l'état adulte.

Source : MNHN, Paris

2. *Membrane prérétinienne.*

Elle a la même structure que chez *Ischyropsalis luteipes*, mais elle est moins large. Ses dimensions dans l'axe optique varient de 0,15 μ à 0,4 μ. À la périphérie, elle atteint 0,9 μ à 1,5 μ de largeur.

3. *Rétine.*

a) Rhabdome. La rétine de cette espèce est légèrement plus petite que celle d'*I. luteipes*. Elle mesure 80 μ de hauteur à la première nymphe et croît régulièrement pour atteindre 140 μ chez l'animal adulte. La hauteur du rhabdomère est sensiblement de même grandeur que dans l'espèce précédente, mais les dimensions des microvillosités sont plus petites. La longueur moyenne des microvilli est de 1,4 μ et leur diamètre est d'environ 1.000 Å ; ces dimensions ne varient pas au cours du développement postembryonnaire.

En section transversale, le rhabdome montre la même forme que chez l'espèce précédente. Au cours du développement postembryonnaire, le réticulum endoplasmique lisse forme d'importantes dilatations autour du rhabdome. Dans quelques coupes où l'orientation est favorable, on peut voir la continuité entre le réticulum endoplasmique rugueux et le réticulum lisse dilaté. Ces dilatations sont irrégulières et se disposent à des distances variables du rhabdome, la plus proche étant pratiquement en contact avec la base des microvillosités.

b) Corps multivésiculaires. La formation des corps multivésiculaires suit le même modèle que chez *I. luteipes*, mais le nombre de corps est plus réduit que dans cette dernière espèce. La taille des corps dépasse rarement les 0,7 μ de diamétre.

c) Pigmentation. La différenciation du pigment suit le même modèle que chez *I. luteipes*, mais néanmoins les saccules du deuxième type de grain, formés par le réticulum endoplasmique lisse, sont plus petits et ne montrent pas d'images de fusion. Dans certains cas, les saccules sont assez dilatés mais il ne s'agit que d'un seul saccule.

La taille des grains chez la première nymphe est de 0,6 μ en moyenne et varie entre 0,5 et 1 μ. Ces valeurs ne changent pas au cours du développement postembryonnaire.

d) Neurosécrétion. Comme chez *I. luteipes*, quelques grains à cœur dense se retrouvent au bord du rhabdome et dans la région golgienne du photorécepteur. Dans certains cas, ces grains se trouvent au voisinage des grains de pigment en cours de formation.

e) Altérations du rhabdome. Une modification de l'architecture du rhabdome dans plusieurs rétinules de la première nymphe est à signaler chez cette espèce. Cette altération consiste dans la perte de l'organisation en nids d'abeille. Cette déformation est due à la morphologie des microvillosités qui deviennent irrégulières et ont un diamétre variable. Les nids d'abeille ainsi déformés prennent des formes variées ; quelques-uns sont triangulaires, d'autre sont ovalaires et certains présentent une forme lobulée.

Dans quelques images de type ovalaire, le diamétre est réduit et les parois parviennent pratiquement à se toucher.

C. — ÉTUDE CHEZ *Ischyropsalis muellneri*,

Cette espèce yougoslave, strictement cavernicole, en raison de sa fragilité au cours du transport n'a pas été l'objet d'un élevage et nous avons analysé seulement la troisiéme nymphe et le stade adulte recueillis directement dans la grotte type.

1. *Appareil dioptrique.*

a) Corps vitré. La cellule vitrée de la troisiéme nymphe montre les mêmes caractéristiques cytologiques que dans les espéces précédentes. La taille de cette cellule est de 18 μ chez la troisiéme nymphe et de 9 μ chez l'animal adulte.

b) Cristallin. Le cristallin présente la même structure que chez les espéces précédentes. Sa hauteur maximum dans l'axe optique est de 69 μ chez la troisiéme nymphe et atteint 95 μ chez l'animal adulte.

Source : MNHN, Paris

c) Cornée. La cornée de la troisième nymphe mesure 1,8 μ d'épaisseur et atteint 3 μ chez l'animal adulte.

2. *Membrane prérétinienne.*

Elle présente la même structure que chez les autres espèces du même genre avec des digitations plus accentuées à la base des cellules du corps vitré. Elle mesure dans l'axe optique environ 1,8 μ de diamètre.

3. *Rètine.*

La rètine d'*I. muellneri* est plus petite que celle d'*I. pyrenaea*, elle mesure 70 μ de haut chez la troisième nymphe et atteint 130 μ chez l'animal adulte.

a) Rhabdome. Les microvillosités du rhabdome sont plus courtes chez *I. muellneri* que dans les espèces précédentes. La longueur moyenne des microvilli est de l'ordre de 1,3 μ et leur diamètre est de 1.000 Å. Ces dimensions donnent au rhabdome un aspect long et étroit par rapport aux espèces précédentes. Les bords du rhabdome présentent des dilatations à la base des microvillosités.

b) Corps multivésiculaires. Le processus de pynocitose de la membrane du rhabdome est moins intense que dans les espèces précédentes et les corps multivésiculaires sont rares.

c) Pigmentation. La couleur des yeux des animaux vivants, chez *I. muellneri* est rougeâtre. La différenciation de la pigmentation dans cette espèce présente des modifications importantes par rapport au modèle présent chez *I. luteipes* et chez *I. pyrenaea.*

Les deux types de grains I et II existent, mais avec une morphologie modifiée. Le grain de type I mesure 0,4 μ de diamètre et son nombre est réduit. La morphologie du grain de type I ne correspond pas exactement à celle des espèces précédentes ; la plupart des grains montrent des anomalies consistant en l'accolement des grains ou des fragments de grains avec perte de la forme sphérique.

Les grains de type II mesurent 0,6 μ de diamètre et leur nombre est plus important que ceux du premier type. La morphologie de ce grain est fort variable : peu de grains ont un aspect complétement différencié chez la troisième nymphe, et la plupart ont la forme de grains en phase de remplissage.

Chez l'animal adulte, beaucoup de saccules du réticulum endoplasmique qui servent de réceptacle au pigment sont vides ou ne contiennent que quelques taches de pigment.

Cette espéce ne présente pas de cellules pigmentaires dans la rètine.

D. — Étude chez *Ischyropsalis strandi.*

Contrairement à l'opinion des auteurs qui ont étudié le stade adulte de cette espèce cavernicole et qui considéraient que *I. strandi* ne développait pas d'appareil dioptrique, l'étude de la première nymphe a révélé l'existence d'un œil complet, c'est-à-dire pourvu d'un appareil sensoriel et d'un appareil dioptrique.

L'étude de cette espèce comprend l'analyse de l'œil de la première nymphe et de la structure oculaire de l'animal adulte.

1. *Appareil dioptrique de la première nymphe.*

a) Corps vitré. La cellule vitrée mesure environ 18 μ de hauteur et présente les mêmes caractéristiques cytologiques que chez les espéces précédentes.

b) Cristallin. Le cristallin est une petite lentille biconvexe qui mesure 34 μ de hauteur dans l'axe optique et sa structure cytologique ne montre aucun signe différent par rapport aux autres espéces du genre.

c) Cornée. La cornée mesure 1,8 μ de diamètre ; elle est parfaitement lisse et ne montre aucun signe cytologique particulier.

Source : MNHN, Paris

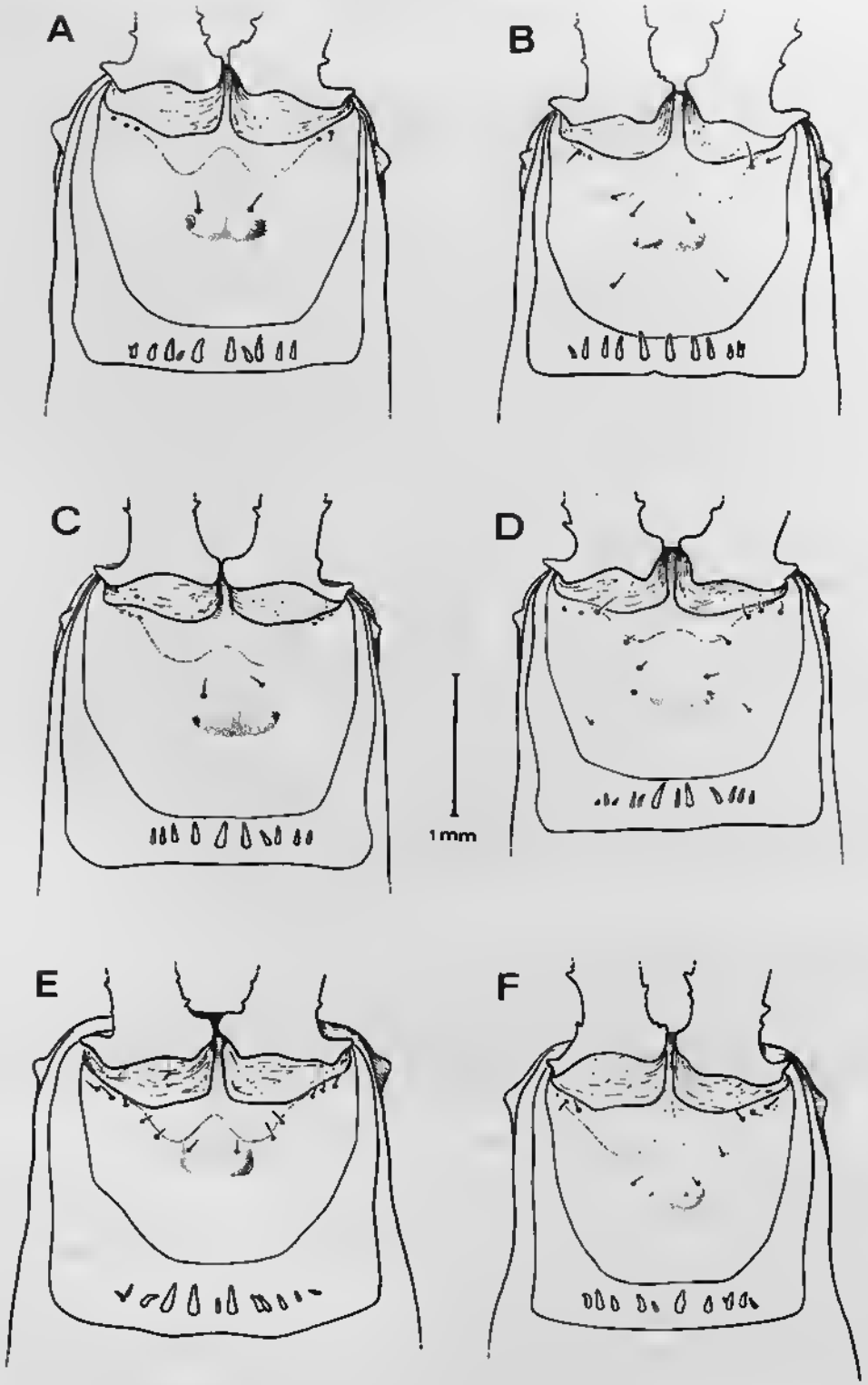


FIG. 19. — Oculaire chez *Ischyropsalis stradi*.

A à D. — Dessins schématiques du prosoma montrant les différents aspects de l'oculaire chez l'adulte. Animaux de la grotte Buso dell' Arena.

E et F. — Animaux de la grotte Buso Rena.

Source : MNHN, Paris

2. *Structure oculaire chez l'adulte.*

Dans la description de l'oculaire chez l'animal adulte, nous transcrirons certains paragraphes publiés sur la structure oculaire de cette espèce (Muñoz-Cuevas, 1976).

Description générale de l'oculaire.

a) Animaux de la grotte Buso dell'Arena, *locus typicus* d'*Ischyropsalis strandi*.

L'oculaire existe chez tous les animaux examinés. Il est placé au milieu du prosoma et apparaît comme un très léger soulèvement du tégument de 600 à 650 μ de long.

L'emplacement présomptif de chaque œil est représenté par un mamelon oculaire en forme de cône tronqué. Un sillon médian plus ou moins marqué sépare ces mamelons. L'orientation de ces mamelons peut différer sur le même individu ou sur les spécimens de la même grotte. Certains des exemplaires présentent en effet les mamelons oculaires orientés vers le haut, d'autres vers le côté, et chez d'autres individus ces mamelons sont orientés vers l'arrière.

L'apex de chaque mamelon se présente comme une petite formation de 30 μ de taille, plus ou moins plate et difficile à définir au microscope photonique. Chez certains individus, cette formation apicale du mamelon apparaît divisée.

Une soie s'implante en avant de chaque mamelon oculaire en position plus ou moins variable.

b) Animaux de la grotte Buso Rena.

L'oculaire a la même disposition générale que chez les individus du Buso dell'Arena.

Comme faits particuliers, il faut signaler que le sillon médian est presque imperceptible, que les mamelons oculaires sont plus bas et que chez un individu l'oculaire avait une position plus antérieure avec des mamelons qui ne montraient pas de formation à leur apex.

Les deux soies implantées en avant de l'oculaire sont toujours présentes. Chez tous les animaux examinés, dans les deux grottes, il y a une fente lyriforme devant chaque mamelon ; chez certains individus, il y a deux fentes du côté gauche et une seule du côté droit.

Étude de l'oculaire au microscope à balayage.

Dans la description qui suit, nous prendrons quatre exemples qui nous semblent les plus significatifs de la structure de l'oculaire.

a) Spécimen n° 1, du Buso dell'Arena.

Le relief de l'oculaire ressort nettement au microscope à balayage, et l'apex de chaque mamelon oculaire peut ainsi être étudié sur toutes ses faces.

Apex du mamelon oculaire droit.

En vue antérieure, l'apex se détache nettement du mamelon oculaire. Il mesure 15 μ de hauteur et 32 μ de long. La surface montre des plis plus ou moins profonds et des irrégularités.

En vue postérieure, la taille de l'apex est plus petite que l'antérieure, 9 μ de hauteur et 27 μ de longueur. La surface est marquée de plis assez profonds, et en général, toute la face est irrégulière. L'extrémité de l'apex présente une surface irrégulière, formée de plis assez profonds et sans zone lisse à proprement parler.

Une sécrétion tégumentaire, ou cérotégument, recouvre partiellement des flancs de l'apex et particulièrement les plis de l'extrémité apicale.

Apex du mamelon oculaire gauche.

Il est semblable à l'apex du mamelon droit, mais la surface de l'extrémité est plus petite et les plis sont profonds et larges.

b) Spécimen n° 2, du Buso dell'Arena.

Chez cet individu, les mamelons oculaires ne présentent pas d'apex et l'emplacement de l'apex est occupé par une cavité du tégument de 8 μ de large et de 20 μ de long.

Cavité du mamelon oculaire droit.

Elle est de forme irrégulière à bords rentrants délimitant une ouverture en forme de triangle isocèle. Certaines images montrent le tégument à l'intérieur de la cavité.

Cavité du mamelon oculaire gauche.

Source : MNHN, Paris

Elle montre la même morphologie que du côté droit. Certaines images montrent mieux dans cette cavité la disposition des bords.

c) Spécimen n° 3, du Buso dell'Arena.

Chez cet individu, les mamelons oculaires présentent un apex.

Apex du mamelon oculaire droit.

La face antérieure est de forme triangulaire, lisse, de 13 μ de haut et 45 μ de long. La face postérieure est de taille semblable à la précédente, présentant un gros pli de tégument.

Extrémité de l'apex.

En vue frontale, elle apparaît comme une surface arrondie d'un diamètre de 23 μ ; divisée en deux parties par une fente du tégument de 20 μ de long qui occupe presque tout le diamètre. Cette fente, aux bords irréguliers, divise toute la surface en une partie antérieure et une partie postérieure, toutes deux lisses.

Apex du mamelon oculaire gauche.

L'apex gauche est moins saillant que le droit, et les faces antérieure et postérieure sont plus basses.

Extrémité de l'apex.

La face de l'apex est divisée en deux parties inégales par une fente du tégument qui parcourt toute sa face. Les bords de cette fente sont irréguliers ; comme la fente précédente, elle est remplie de cérotégument.

d) Spécimen n° 4, du Buso Rena.

Chaque mamelon oculaire est arrondi et bas, l'apex proprement dit manque.

Mamelon oculaire droit.

À l'emplacement de l'apex se trouve une cavité irréguliére du tégument. Cette cavité semble formée par un « effondrement » du tégument à ce niveau. Cette surface effondrée est remplie de cérotégument.

Mamelon oculaire gauche.

À l'emplacement de l'apex se trouve une dépression arrondie qui présente en son centre une zone plus basse de 500 μ. Cette zone ne semble pas être une cavité mais seulement une dépression du tégument.

Étude histologique du mamelon oculaire.

Le tégument chez *Ischyropsalis strandi*, au niveau de l'oculaire, apparaît formé par une rangée de cellules épidermiques, cellules basses à noyaux basaux, une endocuticule lamellaire, une exocuticule granuleuse et l'épicuticule.

Le mamelon oculaire est formé par l'exocuticule et l'épicuticule, et mesure autour de 100 μ d'épaisseur. La coupe au niveau de l'apex montre une ouverture de l'exocuticule vers l'extérieur. Cette ouverture au somment de l'apex est plus ou moins remplie de cérotégument. Cette sécrétion recouvre par ailleurs presque complètement toute la surface de l'animal.

Les coupes suivantes montrent au niveau de l'épiderme un massif cellulaire. Ce massif apparaît formé par plusieurs noyaux avec une chromatine dense sur les bords de la paroi nucléaire ; ces noyaux sont irréguliers et entourés d'une plage de plusieurs vacuoles de taille assez variable. Ces vacuoles, quelques-unes claires, d'autres avec une fine trame filamenteuse, se groupent et occupent une position centrale.

Dans les coupes suivantes, le soulévement de l'épicuticule et l'exocuticule forme une espèce d'entonnoir qui se rétrécit vers le haut. À ce niveau, il faut signaler un épaississement de l'endocuticule lamellaire. Cet épaississement prend une forme ovoïde et la structure lamellaire s'enroule comme un petit corps en oignon.

Accolée à l'épiderme, la rétine d'*Ischyropsalis strandi* apparaît comme un massif cellulaire rudimentaire de 100 μ de long sur 55 μ de large. Progressivement, dans les coupes suivantes le tégument redevient bas, il mesure autour de 25 μ. La zone de contact entre la rétine et l'épiderme est très étroite.

3. *Membrane prérétinienne.*

Elle présente la même structure que chez les espèces précédentes, et mesure environ 1 μ de diamétre.

Source : MNHN, Paris

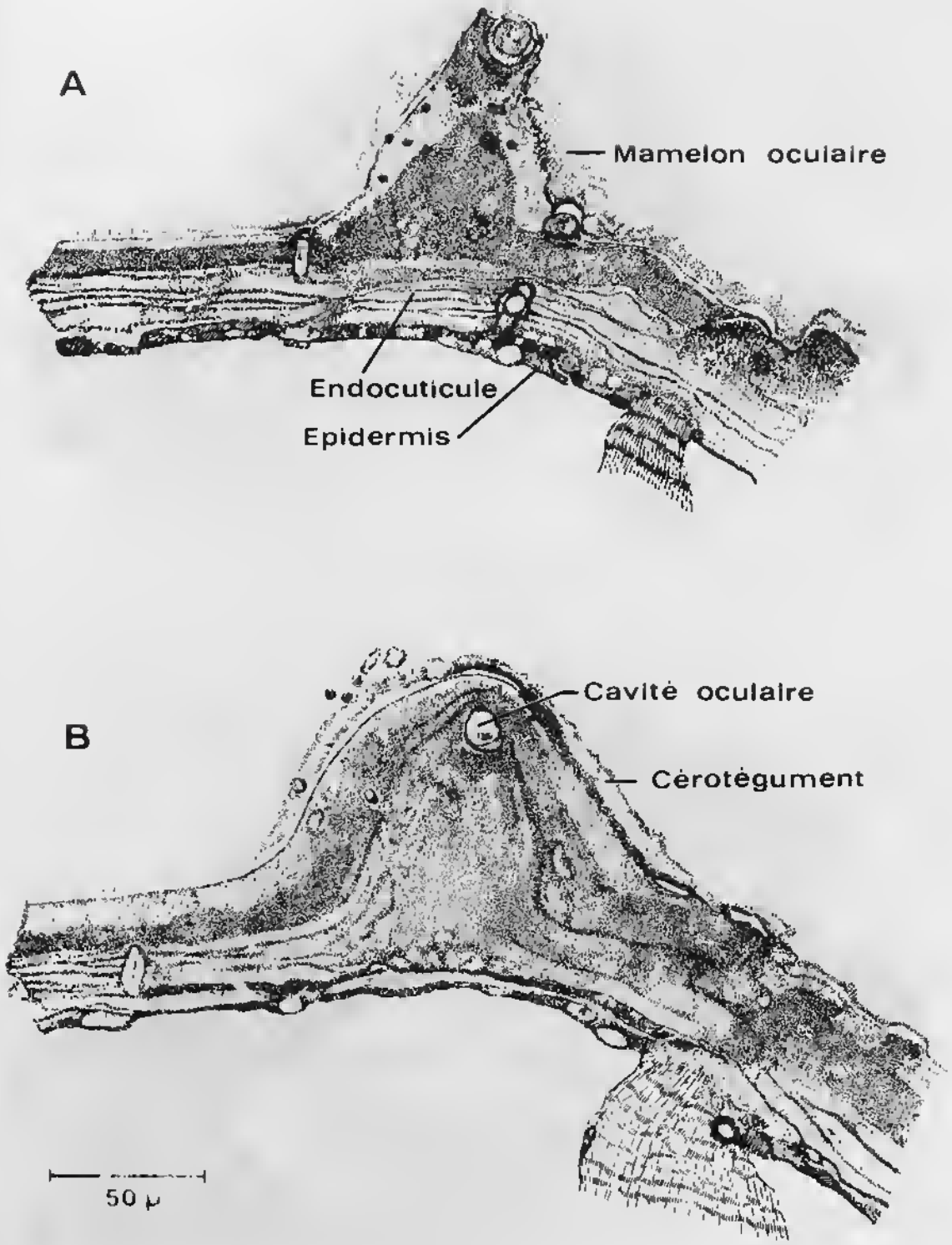


FIG. 20 à 23. — Régression oculaire chez *Ischyropsalis strandi*, animal et adulte.

FIG. 20. — Schémas de la reconstitution histologique du mamelon oculaire.

Source : MNHN, Paris

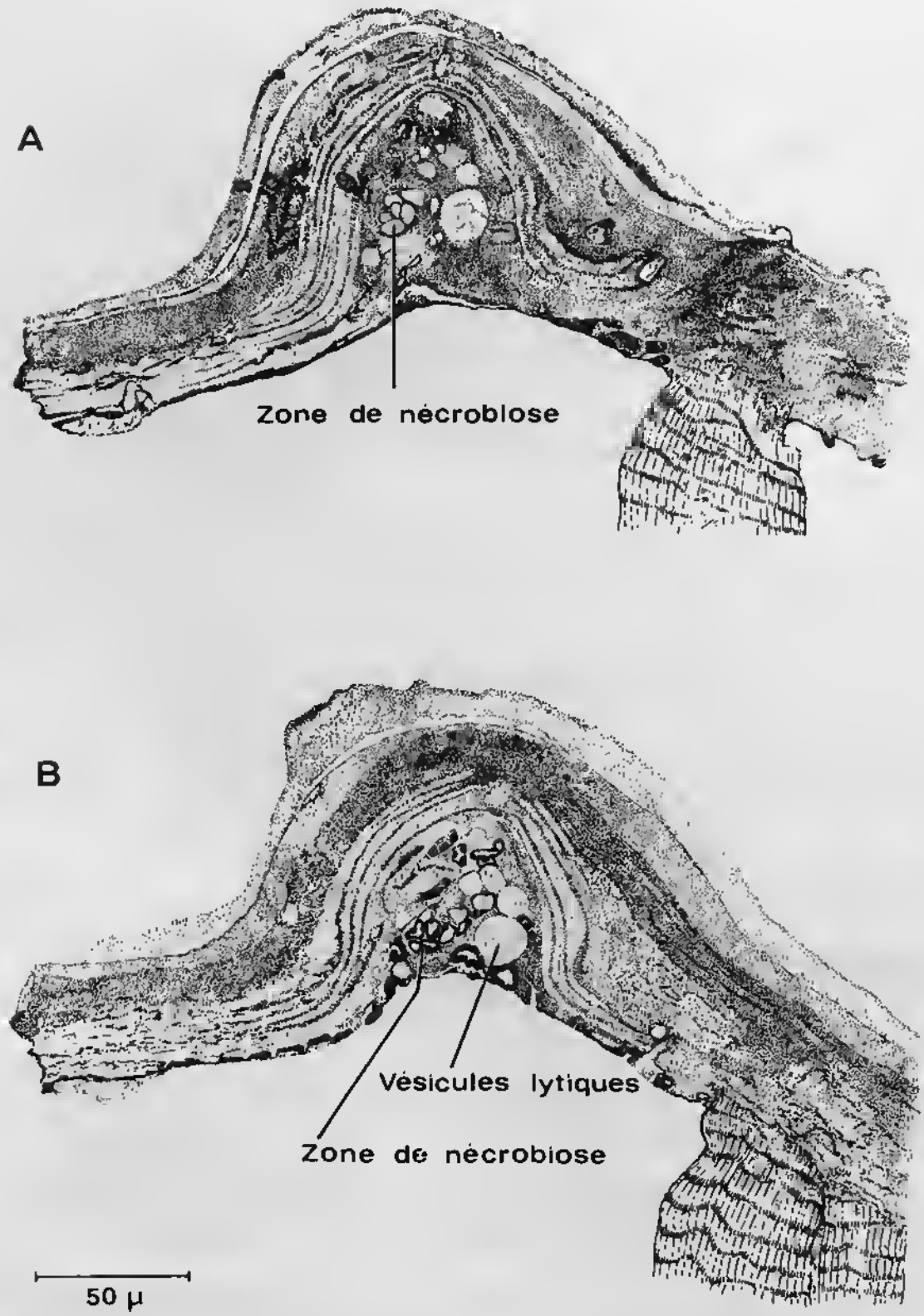


FIG. 21. — Schémas de la reconstitution histologique du massif cellulaire et de la zone de nécrobiose de l'œil.

Source : MNHN, Paris

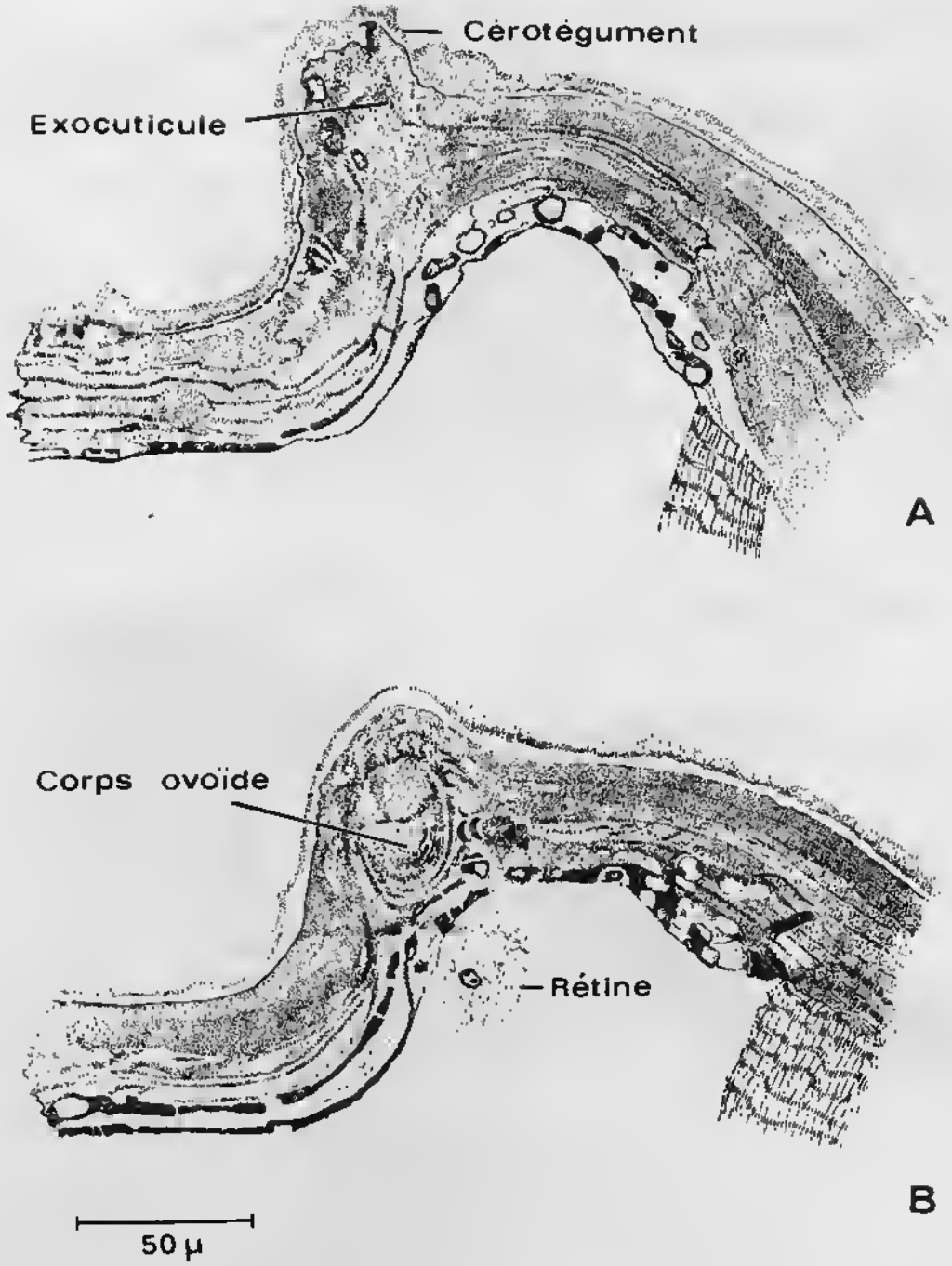


FIG. 22, A et B. — Schémas de la reconstitution histologique du soulèvement de l'exocuticule, structure lamellaire en bulbe d'oignon de l'endocuticule (corps ovoïde).

Source : MNHN, Paris

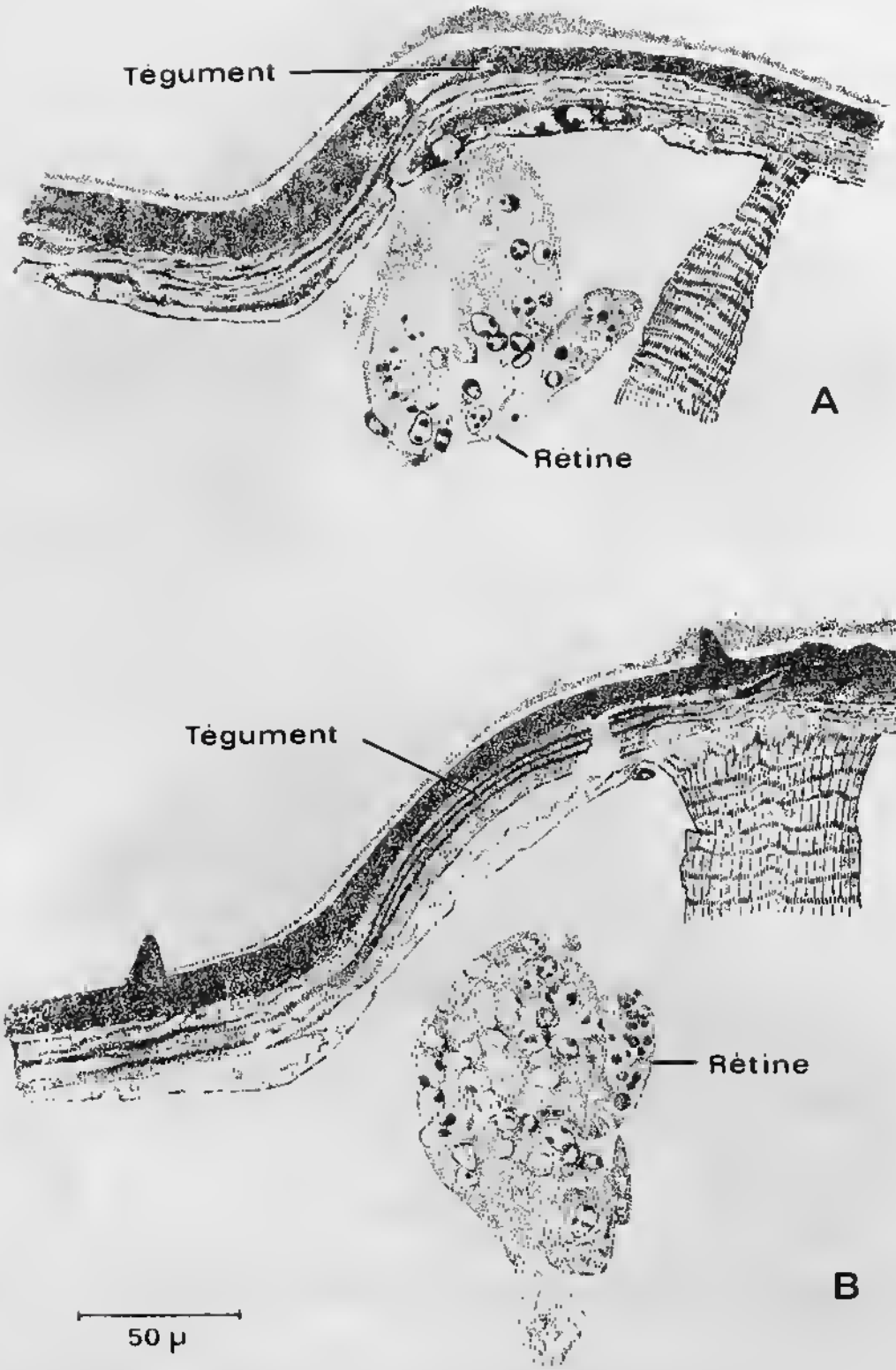


FIG. 23, A et B. — Schémas de la reconstitution histologique du tégument recouvrant la rétine à deux niveaux différents.

Source : MNHN, Paris

4. *Rétine.*

La rétine apparaît comme un massif cellulaire rudimentaire de 100 μ de hauteur et de 55 μ de large. Le photorécepteur mesure 25 μ de long, mensuration comprise ente la base du noyau et l'extrémité apicale.

Le rhabdomère est différencié et les microvillosités qui le forment mesurent 0,9 μ de long sur 920 à 950 Å de diamètre. C'est-à-dire qu'elles sont plus courtes et plus étroites que chez les autres espèces étudiées.

L'agencement des microvillosités n'est pas régulier ; par endroits, le rhabdome présente des nids d'abeille réguliers, et ailleurs les microvillosités forment un réseau désordonné. La pigmentation manque complétement dans le photorécepteur ; l'appareil de Golgi est bien développé et montre des signes d'activité, le réticulum endoplasmique lisse forme un réseau lacunaire dans le cytoplasme, mais à aucun endroit il n'y a de synthèse ou de dépôt de pigment.

Les corps multivésiculaires sont complètement absents du cytoplasme du photorécepteur et la membrane interne ne montre pas de signe de pinocytose.

Cet aspect cytologique ne change pratiquement pas entre la première nymphe examinée et les animaux adultes. Le noyau est légèrement plus grand, en moyenne, que dans les espèces précédentes, et le réticulum endoplasmique rugueux est bien développé.

En dépit de cet aspect non fonctionnel, les axones rétiniens renferment un certain nombre de microvésicules claires.

E. — Étude chez *Acanthopachylus aculeatus.*

À titre comparatif, nous donnerons les principales caractéristiques cytologiques de l'œil de la première nymphe de cette espèce épigée.

1. *Appareil dioptrique.*

a) Corps vitré. Les cellules du corps vitré mesurent 17 μ de hauteur et, comme chez *I. luteipes*, elles montrent un grand développement du réticulum endoplasmique rugueux et présentent une activité sécrétoire intense.

b) Cristallin. La structure du cristallin est strictement la même que dans le genre *Ischyropsalis*, l'épaisseur de cet organe chez la première nymphe est de 45 μ de hauteur dans l'axe optique.

c) Cornée. La cornée mesure 1,5 μ de diamètre et elle est parfaitement lisse.

2. *Membrane prérétinienne.*

La membrane prérétinienne présente la même structure que chez les espèces précédentes et sa taille se rapproche de celle d'*Ischyropsalis luteipes* : 0,5 à 0,6 μ d'épaisseur près de l'axe optique. Elle s'épaissit à la périphérie du corps vitré et de la rétine pour atteindre 1 μ.

3. *Rétine.*

La rétine de la première nymphe mesure environ 140 μ de hauteur.

a) Rhabdome. Le rhabdome de la première nymphe est bien développé ; les microvillosités du rhabdomère mesurent 1,3 μ de long en moyenne et 1.000 Å de diamètre.

La forme du rhabdome chez cette espèce change considérablement selon la hauteur de la section ; en section transversale, il est ovale, et il prend une forme en trèfle assez déformée où chaque lobe est représenté par une branche plutôt rectangulaire dans sa partie médiane et basale.

b) Corps multivésiculaires. L'activité de pinocytose de la membrane du rhabdome est importante et de nombreux corps multivésiculaires se retrouvent dans le cytoplasme au voisinage du rhabdome.

c) Centriole. Un diplosome a été détecté au voisinage du rhabdome ; les centrioles ne montrent aucun signe cytologique de régression.

Source : MNHN, Paris

d) Pigmentation. La pigmentation de la rétine est plus développée chez cette espèce que chez *Ischyropsalis luteipes*. Cette augmentation de la pigmentation est notable dans l'écran pigmentaire qui se situe latéralement dans la rétine à partir du corps vitré. L'épaisseur de cet écran est de l'ordre de 3 μ au bord du corps vitré pour s'amincir légèrement vers le bas.

Le nombre des grains de pigment de type II est très élevé. Les saccules du réticulum endoplasmique lisse qui forment les réceptacles de ces grains remplissent le cytoplasme du photorécepteur dans sa totalité, entourant complètement le rhabdome et plus particulièrement les prolongements du trèfle dans la partie médiane et basale du rhabdome. La taille moyenne des grains est de 0,5 μ. Un certain nombre de cellules pigmentaires envoient des prolongements cytoplasmiques qui s'insinuent entre les rétinules.

ESSAI D'INTERPRÉTATION ET DISCUSSION

Analyse comparative du genre *Ischyropsalis*.

1. *Rétine*.

En conclusion de ce chapitre, les différences structurales entre les espèces du genre *Ischyropsalis* sont d'ordre quantitatif et qualitatif, ce qui conditionne les différences fonctionnelles que nous exposons au sixième chapitre.

Chaque espèce étudiée développe pendant sa vie embryonnaire et larvaire un œil complet ; au moment de l'éclosion, cet organe a une structure comparable mais non identique pour l'ensemble des espèces.

Dans chaque espèce, la première différence quantitative concerne le nombre des cellules rétinulaires ; le nombre décroît de 1.000 cellules pour *I. luteipes*, à 800 chez *I. pyrenaea*, à 300 chez *I. muellneri*, pour arriver à environ 100 cellules chez *I. strandi*.

Le nombre des cellules rétinulaires, observé uniquement du point de vue quantitatif, nous amène à considérer le déterminisme de ce phénomène. Étant donné que le nombre des cellules est le résultat des divisions cellulaires différentielles de la vésicule optique, et que ces divisions se réalisent pendant la phase d'organogenèse larvaire, l'action génique déterminante agit donc depuis le début du développement de la rétine, même si la structure fine de la vésicule optique ne permet pas de déceler des différences ultrastructurales.

Un autre aspect cytologique quantitatif de la rétine concerne les cellules pigmentaires ; leur nombre est réduit chez *I. luteipes* et chez *I. pyrenaea* ; elles disparaissent complètement chez *I. muellneri* et chez *I. strandi*.

L'écran pigmentaire que forment ces cellules chez *A. aculeatus* (espèce épigée) est réduit chez *I. luteipes* qui vit dans des milieux moins éclairés, et absent chez *I. Pyrenaea* qui vit à l'obscurité ou à la limite de la pénombre.

L'aspect qualitatif et quantitatif du probléme de la rétine chez *Ischyropsalis* nous montre une série de phénomènes qui nous éclairent sur la modalité de la rudimentation de cet organe.

Dans la structure du rhabdome, ces différences qualitatives et quantitatives concernent la hauteur du rhabdomère, la taille des microvillosités et l'agencement des microvilli. Pour chaque paramètre étudié, l'aspect rudimentaire et même dégénératif de ces structures s'accentue toujours dans le sens *luteipes, pyrenaea, muellneri* et *strandi*, cette dernière espèce étant celle qui présente les structures les plus altérées.

Un aspect fort intéressant de la rudimentation concerne la perte de régularité du rhabdome chez *I. luteipes* et *I. pyrenaea*.

Ces altérations partielles de la structure du rhabdome trouvées chez les espèces troglophiles, indiquent que l'action génique responsable de la rudimentation agit déjà à un degré perceptible chez les espèces où la densité des populations est encore importante comparée à la densité des espèces troglobies.

Comme nous le verrons postérieurement, ces altérations qui se retrouvent au cours du développement postembryonnaire sont en rapport direct avec les modifications de la physiologie de la vision de ces espèces troglophiles.

Source : MNHN, Paris

Un autre aspect qualitatif différentiel de l'activité cellulaire du photorécepteur est le problème de la pynocitose de la membrane du rhabdome et la formation consécutive des corps multivésiculaires.

Comme nous le savons, ce problème que constitue le complexe des corps multivésiculaires est en relation directe avec le phénomène du renouvellement de la membrane et donc de la synthèse des protéines membranaires.

Dans la série évolutive régressive du genre *Ischyropsalis*, ce phénomène de pynocitose s'atténue entre *I. luteipes* et *I. pyrenaea*, pour devenir presque inexistant chez *I. muellneri* et absent chez *I. strandi*. Ici encore la perte d'activité est extrêmement marquée dans le même sens, troglophile-troglobie.

En revanche, l'activité de la membrane est semblable chez les espèces *I. luteipes* et *A. aculeatus*.

Un dernier aspect comparatif est le problème de la pigmentation du photorécepteur. *I. luteipes* et *I. pyrenaea* présentent les mêmes degrés de pigmentation. *I. muellneri*, par contre, présente une nette réduction du nombre des grains, ainsi que des altérations du modèle général de formation. La couleur rougeâtre des yeux de cette espèce indique, en accord avec la morphologie, que la synthèse du pigment ne doit pas être complète.

Enfin *I. strandi* est dépourvu de pigment. Cette absence correspond à un manque de synthèse. Ici encore, la perte d'activité cytologique est accentuée chez *muellneri*, pour être totale chez *I. strandi*.

Cette absence de pigmentation chez *I. strandi* n'est ni une rudimentation ni une régression totale de la pigmentation, mais correspond à une incapacité de synthèse. On peut émettre l'hypothèse qu'elle est due à plusieurs facteurs parmi lesquels le manque de précurseur.

2. *Appareil dioptrique.*

L'étude comparée de l'appareil dioptrique dans la série *Ischyropsalis* nous permet de comprendre certains aspects de la rudimentation et de la régression proprement dite de l'appareil dioptrique.

Dans la chronologie que nous avons établie pour la différenciation du système dioptrique, nous avons indiqué que la différenciation de la cellule vitrée se réalise depuis le début de la phase d'organogenèse larvaire et que son activité de sécrétion se continue pendant toute cette phase et aprés l'éclosion jusqu'à la fin de la période postembryonnaire.

Les caractéristiques ultrastructurales de la cellule vitrée sont semblables pour les espéces *luteipes* et *pyrenaea*, mais l'activité sécrétoire est plus importante chez *luteipes*. La taille de la cellule vitrée chez *luteipes* est légèrement supérieure à celle de *pyrenaea*.

Chez *I. muellneri* la structure de la cellule vitrée diffère des précédentes, non pas dans son aspect sécrétoire mais dans le phénomène de la différenciation cellulaire qui est inexistant chez cette espèce. Cette absence de différenciation s'accompagne chez *muellneri* d'une diminution marquée de la hauteur de la cellule, de l'ordre de 9 μ. La cellule vitrée de l'animal adulte ressemble de ce fait fortement aux cellules épidermiques banales.

Chez *I. strandi* le corps vitré de la première nymphe est semblable à celui des espèces précédentes, mais chez l'animal adulte, comme nous l'avons montré (Muñoz-Cuevas, 1976), à la place du corps vitré, nous trouvons une plage de nécrobiose comportant des condensations pycnotiques et des vacuoles cytoplasmiques de nature lytique.

L'existence d'une région de nécrobiose est une étape par laquelle passent les organes en dégénérescence ou les tissus en involution.

Le cristallin chez *I. luteipes, pyrenaea* et *muellneri* croît régulièrement depuis la première nymphe. La hauteur du cristallin chez *I. luteipes* double une première fois entre la premiére et la quatrième nymphe, puis une deuxiéme fois entre la quatriéme nymphe et l'animal adulte.

Le taux de croissance du cristallin chez *I. pyrenaea* est analogue à celui de *luteipes* pour la période première à quatriéme nymphe et devient plus faible à la fin de la période postembryonnaire.

Pour le cristallin d'*I. muellneri*, les deux valeurs que nous possédons, celle de 69 μ pour la troisième nymphe est équivalente à celles des espéces troglophiles, en revanche, la réduction du taux de croissance s'accentue dans la deuxième période du développement postembryonnaire et le cristallin de l'adulte ne mesure que 95 μ.

I. muellneri, par rapport aux espèces *luteipes* et *pyrenaea*, peut être considérée comme une espèce microphthalme.

Source : MNHN, Paris

Les données que nous possédons sur *I. strandi* au début de la vie postembryonnaire et chez l'animal adulte nous permettent de démontrer que chez cette espèce un véritable processus de régression tissulaire affecte l'appareil dioptrique.

Dans l'exposé des résultats chez l'animal adulte (Muñoz-Cuevas, 1976), nous avons décrit la plage de nécrobiose qui résulte de la régression du corps vitré et analysé la structure de l'endocuticule adjacente. Les coupes sériées nous montrent un épaississement de l'endocuticule en forme de corps en oignon où la structure ressort nettement. Cette structure lamellaire occupe toute la hauteur de l'endocuticule, immédiatement au-dessus de la plage de nécrobiose.

Au moment de la publication du travail précité (1976), nous ne possédions pas encore les résultats du développement pour cette espèce et nous ne savions donc pas si le développement de l'appareil dioptrique était complet. Maintenant, avec les résultats obtenus chez la première nymphe, nous pouvons donner une réponse plus catégorique à cette question, en assimilant cette structure en corps en oignon chez l'adulte au cristallin régressé.

Étant donné que nous ne possédons pas d'information sur les stades intermédiaires entre la première nymphe et l'adulte, il est impossible d'analyser les étapes de cette régression.

La régression de l'appareil dioptrique chez *I. strandi*, par les profondes modifications dégénératives observées chez l'adulte, représente l'étape ultime du processus d'évolution régressive d'un organe avant sa complète disparition.

Les modifications structurales sont si profondes qu'il est difficile, même impossible pour certains cas, de retrouver dans la structure vestigiale une quelconque ressemblance avec les tissus normaux. L'étude au microscope électronique à balayage du mamelon oculaire nous a donné une preuve de cette difficulté ; la surface cornéenne était devenue si modifiée dans certains cas, que l'effondrement de la cornée consécutif à la régression du cristallin a formé une véritable cavité à l'apex du mamelon.

Ces structures dégénératives dans la surface cornéenne trouvent une explication causale dans la régression du cristallin qui, en perdant le volume, entraîne une modification de la partie superficielle de l'exocuticule. Dans les cas analysés, où une cavité se trouvait à l'emplacement de la cornée, cette cavité représente l'effondrement du cristallin et de la cornée.

CONCLUSIONS

Toutes les espèces étudiées, du genre *Ischyropsalis, luteipes, pyrenaea, muellneri* et *strandi* développent un œil au cours de la période embryonnaire et larvaire.

Des signes structuraux et fonctionnels se manifestent au cours du développement postembryonnaire et affectent l'œil dans le sens d'une rudimentation dans le genre *Ischyropsalis*.

Le sens de cette rudimentation troglophile-troglobie se réalise dans l'ordre *luteipes, pyrenaea, muellneri* et *strandi*.

La rudimentation de la rétine se manifeste par une diminution :

— du nombre des cellules rétinulaires,
— de la taille des cellules rétinulaires,
— de la hauteur du rhabdome,
— de la longueur des microvillosités du rhabdome,
— par des altérations de la structure du rhabdome et son agencement spatial,
— par la diminution et, postérieurement, par la perte de l'activité de pinocytose de la membrane du rhabdome et la diminution du nombre des corps multivésiculaires,
— par une diminution de la pigmentation du photorécepteur avec des altérations du modèle général chez *I. muellneri* et par une absence complète de pigmentation chez *strandi*.
— par une diminution du nombre des cellules pigmentaires chez les troglophiles et leur absence complète chez les troglobies.

La rudimentation de l'appareil dioptrique se manifeste par :

— une perte de la capacité de différenciation cellulaire de la cellule vitrée chez *muellneri*,
— une diminution de la hauteur de la cellule vitrée au stade adulte chez *muellneri*,

Source : MNHN, Paris

— une réduction du taux de croissance du cristallin de plus en plus accentuée lorsque l'on passe de *luteipes* à *pyrenaea* et à *muellneri*,

— la régression de l'appareil dioptrique chez *strandi* affecte le corps vitré, le cristallin et la cornée, qui deviennent des structures dégénératives.

Dans tous les cas où le centriole a été détecté sous la forme de diplosome, il ne montre aucun signe d'involution.

MENSURATIONS DU CRISTALLIN.

	Nyl	2	3	4	5	6	A
I. luteipes	45	50	70	90	115	145	190 μ
I. pyrenaea	39	45	70	90	115	135	190 μ
I. muellneri			69				95 μ
I. strandi	34						Régressé

MENSURATIONS DE LA RÉTINE.

	Nyl	2	3	4	5	6	A	
I. luteipes	80 μ	90	110	120	130	140	150	800 cellules
I. pyrenaea	80 μ	85	100	110	115	120	140	400 cellules
I. muellneri			70				130	300 cellules
I. strandi	65 μ		-				110	100 cellules

MENSURATIONS DU RHABDOME.

	l.	∅	h. rh.
I. luteipes	2 μ	1.100 Å	30 μ
I. pyrenaea	1,4 μ	1.000 Å	30 μ
I. muellneri	0,9 μ	920 Å	20 μ
I. strandi	0,9 μ	920 Å	6 μ

l. = longueur des microvillosités.
∅ = diamètre des microvillosites.
h. rh. = hauteur du rhabdomère chez l'adulte.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE V

RECHERCHES ULTRASTRUCTURALES SUR LE NERF ET LE LOBE OPTIQUE

INTRODUCTION

Dans ce chapitre, notre propos est de présenter les résultats sur la structure du nerf optique et du lobe optique. Depuis longtemps, les centres optiques chez les Opilions ont été l'objet de recherches de morphologie (Saint-Remy, 1890 ; Appel, 1900 ; Holmgren, 1916 ; Hanström, 1919, 1923), et ainsi aujourd'hui l'anatomie générale et l'histologie du lobe optique sont relativement bien connues. Par contre, la cytologie du lobe optique, ses caractéristiques cellulaires ainsi que les types de relais synaptiques qui le composent n'ont pas été jusqu'à présent l'objet de recherches. Parmi les Arachnides, seulement le lobe optique des Aranéides a été l'objet de recherches ultrastructurales (Trujillo-Cenoz et Melamed, 1964 et Trujillo-Cenoz, 1965).

Nous exposerons les résultats de l'étude comparative de l'ultrastructure du nerf optique, et essayerons de comprendre certains niveaux de l'architecture du lobe ; nous entreprendrons aussi de déterminer le degré de rudimentation du nerf et du lobe optiques dans la série régressive des *Ischyropsalis*.

La terminologie que nous suivons est celle proposée par Hanström (1923).

RÉSULTATS

1. — DONNÉES CHEZ *ISCHYROPSALIS LUTEIPES*

A. — Nerf optique.

Ainsi que nous l'avons décrit dans le deuxième chapitre, le nerf optique chez *I. luteipes* comprend une série de structures axonales qui se retrouvent normalement dans les nerfs des Arthropodes. Parmi ces structures nous avons mentionné : les particules de glycogène, les neurotubules, les citernes du réticulum endoplasmique lisse, les mitochondries, les corps multivésiculaires et des vésicules claires de type « synaptique » d'un diamètre allant de 600 à 900 Å.

Les axones chez *I. luteipes* présentent un diamètre variant de 0,1 à 0,3 μ dans la partie médiane et terminale du nerf, avant de rentrer dans le neuropile.

B. — Lobe optique.

Comme l'ont souligné les travaux de Saint-Remy (1890) et de Hanström (1923), les lobes optiques des Opilions présentent en général une taille assez considérable.

Source : MNHN, Paris

Le lobe optique pour Saint-Rémy comprend trois régions qu'il nomme de la périphérie vers le centre :

1) La couche fibro-médullaire supérieure ; la couche des fibrilles chiasmatiques ;
2) La couche fibro-médullaire inférieure ;
3) La masse médullaire.

Le lobe optique possède une faible écorce ganglionnaire.

Hanström, dans son travail comparé sur le ganglion optique des Arachnides, ne trouve que des fondements pour la présence de deux masses optiques, la première étant l'équivalent de la couche fibro-médullaire supérieure de Saint-Rémy, et la deuxième après le chiasma étant l'équivalent de la couche fibro-médullaire inférieure et de la masse médullaire de Saint-Rémy. L'argument d'Hanström se base sur l'unité morphologique de la deuxième masse et sur la présence d'une écorce ganglionnaire continue.

Les axones du nerf optique, en pénétrant dans le lobe, établissent un premier relais synaptique au niveau de la première masse optique qui se présente comme un cylindre très court. Ce premier relais synaptique est établi entre les fibres rétinulaires et les terminaisons dendritiques des cellules de l'écorce ganglionnaire. Les cellules qui établissent ce premier relais synaptique sont de type bipolaire (Hanström, 1923) et la ramification intérieure arrive jusqu'à la partie supérieure de la deuxième masse optique.

L'entrecroisement des fibres de ces cellules bipolaires forme le chiasma.

a) Première masse optique ou couche fribro-médullaire supérieure de Saint-Rémy.

Les axones qui forment le nerf optique pénétrent assez profondément dans la première masse optique et renferment, à ce niveau principalement, des neurotubules en abondance, des mitochondries, des citernes de réticulum lisse, quelques corps multivésiculaires, des grains denses du type neurosécrétion et des vésicules claires de type synaptique.

Entre les axones, il y a des prolongements gliaux qui renferment des particules de glycogène.

La terminaison de ces axones est élargie et dans certains cas le diamétre des terminaisons atteint 1,2 μ.

b) Premier relais synaptique.

La région synaptique proprement dite s'étend sur approximativement 5,5 μ de hauteur. Dans cette surface, des contacts synaptiques sont établis entre les terminaisons des fibres rétinulaires et les fibres de second ordre. Ces fibres de second ordre ont un diamètre qui dépasse rarement les 0,4 μ.

Autour d'une terminaison rétinulaire, plusieurs sites synaptiques sont établis. La terminaison rétinulaire elle-même peut être simple ou bi ou trifide. Dans ces derniers cas, elle peut entourer dans ses branches les fibres de second ordre avec lesquelles elle établit des contacts synaptiques. Dans la plupart des cas, les sites synaptiques s'établissent tout au long de la terminaison rétinulaire sur une hauteur de 3 μ approximativement.

c) Spécialisations présynaptiques.

Vésicules synaptiques : les vésicules synaptiques dans la première masse synaptique ont un diamètre qui varie entre 230 et 460 Å. Les vésicules sont claires mais un certain nombre présentent un matériel plus sombre sans être complètement dense aux électrons.

Les vésicules sont abondantes et distribuées au hasard dans la terminaison axonale, mais au niveau du site synaptique lui-même elles sont groupées et accolées à la membrane présynaptique.

Neurotubules : les neurotubules mesurent 220 Å de diamètre dans la région synaptique. Ces neurotubules parcourent toute la terminaison axonale, et s'arrêtent dans les sites synaptiques au voisinage des vésicules synaptiques.

Mitochondries : ces organites se retrouvent à proximité des sites synaptiques, et la plupart présentent une matrice dense aux électrons.

Réticulum endoplasmique lisse : quelques citernes du réticulum lisse se retrouvent dans le voisinage du site synaptique.

Glycogène : des particules de glycogène de type β se retrouvent au voisinage du site synaptique.

Source : MNHN, Paris

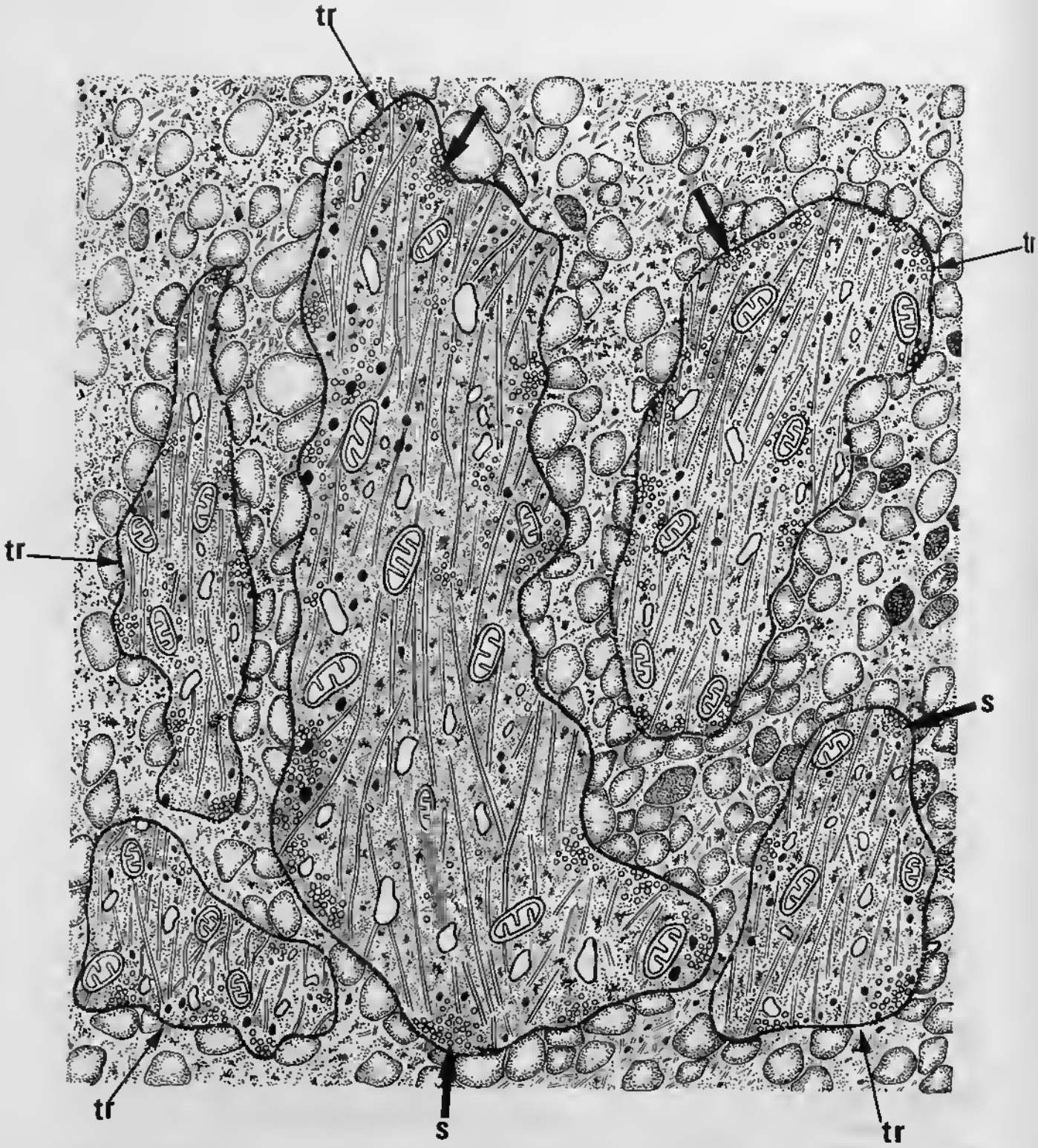


FIG. 24. — Schéma du premier relais synaptique dans le lobe optique chez *Ischyropsalis luteipes*. Aspect de plusieurs terminaisons rétinulaires dans la première masse optique et organisation du premier relais synaptique.

t.r. terminaison rétinulaire ; s. synapses.

Source : MNHN, Paris

Micropinocytoses : des microvésicules de pinocytose sont observées dans le voisinage du site synaptique.

d) Site synaptique.

Membrane présynaptique : la membrane présynaptique présente un matériel dense aux électrons associé aux vésicules synaptiques les plus proches.

Espace inter-synaptique : l'espace qui sépare les deux membranes synaptiques est de l'ordre de 155 Å, et dans quelques synapses il apparaît rempli avec un matériel finement granulaire dense aux électrons.

Membrane postsynaptique : un matériel dense aux électrons se retrouve associé à la membrane postsynaptique dans la plupart des cas.

À part les densifications de la membrane postsynaptique, aucune structure spécialisée n'est visible.

Les fibres de second ordre dans la région synaptique ne présentent ni neurotubules, ni mitochondries, ni vésicules, ni citernes du réticulum lisse.

Dans la plupart des cas le site synaptique comprend une seule fibre postsynaptique, dans d'autres cas la synapse comprend deux fibres postsynaptiques.

e) Écorce ganglionnaire.

L'écorce propre du lobe optique est constituée par l'accumulation de petites cellules chromatiques, situées sur la face interne de la couche de fibrilles chiasmatiques. Saint-Remy (1890) décrit l'écorce comme une lame aplatie, épaisse à son extrémité supérieure, où elle s'étend sur les bords antérieur et postérieur, s'amincissant au contraire dans sa région inférieure où elle se réduit à une seule assise d'éléments.

Au microscope électronique deux types de cellules forment l'écorce du lobe optique, les neurones, correspondant aux petites cellules chromatiques de Saint-Remy, et des cellules de névroglie.

Neurones : la taille des neurones de l'écorce varie entre 6 et 7 μ. Son extrémité supérieure est formée par deux à trois rangées de cellules.

Les noyaux mesurent 5 μ environ et présentent une chromatine fort dense qui se dispose de préférence dans la périphérie. La chromatine centrale se présente en forme granulaire. Le cytoplasme présente un réticulum endoplasmique rugueux assez développé, un appareil de Golgi actif, des mitochondries disposées autour du noyau, des ribosomes libres, des polysomes en abondance, des microtubules et de petits grains denses de forme variable et de taille comprise entre 0,1 et 0,2 μ.

Nevroglie : quelques cellules gliales se retrouvent dans l'écorce du lobe optique ; elles ont une forme aplatie et allongée. Leur cytoplasme autour du noyau est étroit, et aux pôles de la cellule il forme des bandes cytoplasmiques qui pénètrent entre les neurones de l'écorce et qui rentrent dans le neuropile, en se situant entre les fibres des neurones. Le cytoplasme des cellules gliales abonde principalement en glycogène en forme de particules α et β.

Chiasma optique : la région qui fait suite à la première masse optique, nous l'appelons chiasma optique ; Saint-Remy (1890) appelle cette région « couche de fibrilles chiasmatiques ». Cet auteur donne aux fibres qui forment le chiasma une origine qui ne s'accorde pas avec les résultats des imprégnations argentiques réalisées par Hanström (1923). Pour ce dernier, le chiasma est formé par l'entrecroisement de fibres de second ordre qui proviennent des neurones de l'écorce. Ces neurones polaires envoient une ramification supérieure qui, par ses terminaisons dendritiques, forme le premier relais synaptique, déjà décrit, avec les axones rétinulaires, et une ramification inférieure ou profonde qui, par ses terminaisons, constitue dans la seconde masse le deuxième relais synaptique du lobe optique. L'entrecroisement des fibres supérieures forme le chiasma.

Comme le souligne Saint-Remy, l'entrecroisement ne se fait pas fibre à fibre d'une façon irrégulière, mais les fibres sont disposées par lames qui se recouvrent alternativement.

Ultrastructure du chiasma : les fibres de second ordre qui forment le chiasma sont disposées par lames ; ces fibres mesurent entre 0,3 et 0,7 μ de diamètre. Elles renferment des mitochondries, des neu-

Source : MNHN, Paris

rotubules, et des citernes du réticulum endoplasmique lisse. Quelques rares fibres renferment des vésicules claires de type synaptique d'une taille comprise entre 450 et 800 Å.

Entre les faisceaux de fibres, on observe des bandes claires de cytoplasme, des cellules gliales avec un contenu riche en particules de glycogène α et β, et des citernes du réticulum endoplasmique lisse et rugueux.

La surface d'entrecroisement des fibres est de l'ordre de 7 μ de haut sur 4 μ de large. Dans la surface d'entrecroisement de fibres, les bandes de cytoplasme gliales sont plus larges et atteignent 0,6 μ.

II. — DONNÉES CHEZ *ISCHYROPSALIS PYRENAEA*

A. — Nerf optique.

La structure du nerf optique chez *I. pyrenaea* est fort semblable à celle d'*I. luteipes*. Néanmoins, certains aspects différents de leur ultrastructure sont à signaler :

Les fibres qui composent le nerf sont en général d'un diamètre un peu plus large que celles d'*I. luteipes* ; leur diamètre moyen est de l'ordre de 0,5 μ.

Chez *I. pyrenaea*, les vésicules de type synaptique, les grains denses de neurosécrétion et les corps multivésiculaires sont moins abondants.

Certains axones, avant de quitter la rétine et de s'engager dans le nerf proprement dit, présentent une grande acculumation de vésicules claires de type synaptique, de 450 Å. À ce niveau de la rétine les axones sont assez larges et la disposition des vésicules, des neurotubules des mitochondries et des citernes du réticulum endoplasmique lisse rappelle fortement la disposition des axones rétinulaires dans le lobe optique au niveau du premier relais synaptique : dans quelques cas, on peut observer au contact de deux axones une spécialisation de la membrane avec accumulation de vésicules qui rappelle fortement les sites synaptiques du neuropile.

Ces structures ont été trouvées chez plusieurs animaux de la même espèce et d'âge différent, ce qui empêche de les considérer comme des structures occasionnelles.

B. — Lobe optique.

Le lobe optique a la même morphologie générale que chez *I. luteipes*, mais sa taille (20 μ) est plus petite de 5 μ environ que celle de l'espèce précédente.

L'ultrastructure des fibres au niveau du premier relais synaptique est la même que chez *I. luteipes*.

III. — DONNÉES CHEZ *ISCHYROPSALIS MUELLNERI*

A. — Nerf optique.

La structure du nerf optique présente quelques différences assez marquantes par rapport aux espèces précitées. Le diamètre moyen des fibres est de l'ordre de 0,5 μ.

Le cytoplasme des cellules gliales forme des couches concentriques autour des axones avant que ceux-ci quittent la rétine. L'axoplasme des cellules rétinulaires renferme très peu de vésicules claires de type présynaptique, ne renferme pas de grains de neurosécrétion, ni de corps multivésiculaires ; il renferme des neurotubules en abondance, quelques citernes de réticulum endoplasmique lisse et quelques mitochondries.

Le diamètre moyen du nerf est de 4 μ.

La nevroglie est plus abondante dans le parcours du nerf que chez *I. pyrenaea*.

Aucun aspect dégénératif particulier ne se retrouve chez les nymphes et adultes examinés.

Source : MNHN, Paris

B. — LOBE OPTIQUE.

La morphologie du lobe montre des signes de rudimentation, particulièrement dans la première masse optique. Celle-ci ne mesure que 7 μ de hauteur et le nerf doit pénétrer assez profondément pour établir le contact dans le neuropile. La deuxième masse mesure 8 μ de haut et 8 μ de large.

L'écorce ganglionnaire est réduite et moins étendue que chez *I. luteipes* et *I. pyrenaea*.

IV. — DONNÉES CHEZ *ISCHYROPSALIS STRANDI*

A. — NERF OPTIQUE.

La structure du nerf optique chez cette espèce ressemble à celle d'*I. muellneri*. Les axones sont entourés complètement par des bandes cytoplasmiques de la nevroglie. Leur axoplasme renferme très peu de vésicules présynaptiques et de rares corps multivésiculaires. Les neurotubules sont abondants ainsi que les citernes du réticulum endoplasmique lisse. L'axoplasme ne renferme pas de grains denses de neurosécrétion. Le diamètre moyen des fibres est de l'ordre de 0,5 μ.

Aucun aspect dégénératif du nerf ne se retrouve chez les nymphes et les adultes.

B. — LOBE OPTIQUE.

La première masse optique a un aspect fort rudimentaire et le nerf optique descend profondément jusqu'à sa base. Cette masse de 4 μ de hauteur dans sa partie interne, n'atteint que 2 μ dans sa partie externe. La deuxième masse mesure autour de 8 μ de hauteur.

DISCUSSION

Les résultats ultrastructuraux sur le nerf optique dans la série régressive des *Ischyropsalis* nous permettent de suivre le processus de rudimentation du nerf optique.

La diminution progressive de certaines structures propres de l'axone telles que les vésicules de type synaptique, les grains de neurosécrétion, les corps multivésiculaires, les mitochondries et les citernes du réticulum endoplasmique lisse, indiquent une diminution de l'activité métabolique du nerf. Cette dimiution d'activité est peu marquée entre les deux espèces troglophiles *I. luteipes* et *I. pyrenaea*, mais elle s'accentue grandement chez les troglobies *I. muellneri* et *strandi*.

L'augmentation du diamètre des axones est un autre signe structural corollaire de cette rudimentation, accompagné par l'augmentation du développement de la névroglie, surout très accentuée chez les espèces troglobies.

Trujillo-Cenoz et Melamed (1964) indiquent dans le lobe optique chez *Lycosa* que les microvésicules de type synaptique apparaissent au niveau de la pénétration des nerfs dans la lame médullaire. Chez toutes les espèces d'*Ischyropsalis* par contre, les vésicules de type présynaptique se décèlent dans les axones avant qu'ils ne quittent la rétine et un véritable processus de transport probablement actif par l'intermédiaire des neurotubules doit se réaliser dans le trajet du nerf optique.

Il est intéressant de souligner que le diamètre moyen des vésicules de type synaptique au départ des axones et dans le nerf est supérieur aux vésicules synaptiques qui se retrouvent dans le premier relais synaptique du lobe. Ce phénomène de production des vésicules de type synaptique qui peut avoir lieu soit dans l'axone, soit dans le corps de la cellule a été signalé par Barondes (1969). Gray (1970) signale que les vésicules de type synaptique dans le nerf doivent être considérées comme des vésicules synaptiques en transit.

La morphologie générale du premier relais synaptique dans la première masse chez *I. luteipes* correspond avec celui décrit par Trujillo-Cenoz (1965) chez *Lycosa*.

Le ruban synaptique décrit par ce dernier auteur, par contre, ne se retrouve pas chez *Ischyropsalis*.

Source : MNHN, Paris

Les interactions de l'œil et du lobe optique ont été l'objet de recherches morphologiques et expérimentales afin d'établir la dépendance ou l'indépendance de l'œil par rapport au système nerveux chez les Arthropodes.

D'après les travaux de Packard (1886), Strauss (1909), Bernard (1932, 1937), Gas-Baby (1966), Turquin (1969), il a été établi chez les animaux cavernicoles ou abyssaux la corrélation entre la rudimentation de l'œil et la rudimentation du lobe optique. Cette rudimentation dans le lobe optique procède toujours des voies périphériques vers les voies centrales. Ce phénomène a été observé également chez les mutants de la Drosophile aux Yeux Bar ou absents (Krafka, 1924 ; Johansen, 1924 ; Richards et Furrow, 1925 ; Power, 1943). Ce dernier auteur a étudié l'effet de la réduction du nombre des ommatidies sur le cerveau de la Drosophile dans trois souches, le type Sauvage, le type Bar et le type eyeless. Power arrive aux conclusions suivantes :

1) la réduction dans le nombre des ommatidies est en corrélation avec l'hypoplasie du lobe optique ;

2) la différenciation et le volume des glomeruli optiques sont en corrélation directe avec la taille de l'œil. Le volume de chaque glomerule optique varie linéairement avec le nombre des ommatidies ;

3) 100 % de l'hypoplasie (absence complète) du glomerule externe, 85,4 % d'hypoplasie du glomerule médian, 58,7 % de réduction du glomerule interne et 57,1 % de réduction du glomerule postérieur sont associés avec l'absence totale d'ommatidies ;

4) le volume des glomeruli est seulement en corrélation avec le nombre de facettes du côté adjoint. La relation ommatidie-glomeruli est autonome de chaque côté ;

5) chez les animaux où la connection entre les fibres du nerf optique et le cerveau ne sont pas établies, les glomeruli optiques sont histologiquement et volumétriquement semblables au mutant eyeless ;

6) l'hypoplasie n'est pas le résultat d'une action génétique primaire sur le cerveau, mais plutôt un résultat secondaire dû à la croissance d'un petit nombre de fibres centripètes qui proviennent d'un champ périphérique réduit (les disques optiques).

Parmi les nombreuses recherches expérimentales sur l'influence de l'œil sur la croissance et la différenciation du lobe optique, que ce soit par ablation élective d'ébauches oculaires (Koper, 1922, chez *Lymantria*, Schoeller, 1964 chez *Calliphora*), par cautérisation d'œil (Alverdes, 1924 et Stein, 1954 chez les Odonates), par des sections des fibres post-rétiniennes, par ablation partielle du massif d'accroissement externe du lobe optique, par ablation totale du lobe optique ou par ablation partielle de la zone d'accroissement oculaire chez les Odonates *Aeshna cyanea* et *Anax imperator* (Mouze, 1974), tous les résultats montrent que les ganglions optiques privés de leurs relations avec l'œil présentent une altération d'autant plus forte qu'ils sont plus périphériques ; cette altération affecte à la fois le volume et la structure du lobe optique.

Pour Mouze (1974) « la réduction de taille est due en partie à la dégénérescence ou à l'absence de fibres post-rétiniennes qui auraient dû normalement occuper un certain volume neuropilaire, des cellules ganglionnaires étaient également réduites en nombre ».

L'altération de la structure du lobe optique serait due à l'absence de fibres post-rétiniennes qui auraient une action régulatrice dans la mise en place des éléments constitutifs du lobe (Pflugfelder, 1958 ; Mouze, 1974).

Mouze (1974) conclut à deux actions régulatrices des fibres post-rétiniennes sur le lobe optique :

« une influence possible sur la prolifération des neuroblastes et sur la différenciation de leurs cellules filles » ;

« un rôle dans la mise en place des cellules et des fibres dans les ganglions optiques ».

Les résultats obtenus dans le genre *Ischyropsalis* s'accordent avec les résultats exposés dans la bibliographie. La rudimentation progressive des structures oculaires dans les espèces *I. luteipes, pyrenaea, muellneri* et *strandi*, la réduction du nombre des cellules rétinulaires et par conséquent des fibres dans le nerf optique, la rudimentation du contenu axoplasmique dans les fibres du nerf, sont en corré-

Source : MNHN, Paris

lation directe avec la rudimentation progressive de la première masse optique. Cette première masse optique, comme nous le savons, n'est formée que par la terminaison des fibres axonales rétinulaires et par les fibres secondaires qui forment ainsi le premier relais synaptique. Cette rudimentation affecte préférentiellement la première masse, mais la seconde masse est également touchée. La réduction du nombre des fibres post-rétiniennes et la réduction du nombre des cellules ganglionnaires peuvent être invoquées pour expliquer la rudimentation du volume de la première masse optique ; la réduction du nombre des cellules ganglionnaires serait le seul facteur qui expliquerait la réduction de la deuxième masse.

La marche de la rudimentation du lobe optique dans le genre *Ischyropsalis* peut être comparée à l'action génique réductrice chez les mutants de Drosophile étudiés par Krafka (1924), Johansen (1924), Richards et Furrow (1925), Power (1943).

Cette action génique réductrice est fort marquée dans le passage du stade troglophile au stade troglobie (*I. luteipes-pyrenaea, I. muellneri-strandi*).

CONCLUSIONS

Le nerf optique, dans la série régressive des *Ischyropsalis*, présente plusieurs caractères ultrastructuraux de rudimentation. Parmi les structures, il faut souligner la diminution progressive du nombre des vésicules présynaptiques et des vésicules denses de neurosécrétion, la diminution progressive du nombre des corps multivésiculaires et des mitochondries, l'élargissement des axones et le développement du cytoplasme glial.

Cette rudimentation est un phénomène continu entre *I. luteipes pyrenaea, muellneri* et *strandi*, mais ce phénomène s'accentue profondément dans le passage du troglophile au troglobie.

Le premier relais synaptique dans la première masse optique est formé par les terminaisons axonales rétinulaires et par les fibres de second ordre des cellules bipolaires de l'écorce. Les synapses axodendritiques entourent chaque terminaison axonale sur une hauteur approximative de 3 μ.

L'écorce ganglionnaire est composée de neurones ou cellules chromatiques de Saint-Remy et de cellules névrogliques.

Le chiasma optique situé entre la première et la deuxième masse est formé par l'entrecroisement des fibres supérieures de l'écorce. Les fibres du chiasma mesurent entre 0,3 et 0,7 μ de diamètre et la surface chiasmatique est de l'ordre de 7 μ de haut sur 4 μ de large.

La rudimentation du lobe optique est un phénomène progressif qui affecte préférentiellement la première masse optique et réduit le nombre des cellules de l'écorce. La hauteur de la première masse optique passe de 12,5 μ chez *I. luteipes* à 10 μ chez *pyrenaea*, à 7 μ chez *muellneri* et atteint 4 μ chez *strandi*.

La rudimentation du lobe optique est en corrélation directe avec la rudimentation de la rétine et avec la rudimentation du nerf optique.

L'action génique responsable de la rudimentation de la rétine, et donc de la diminution des fibres axonales qui entrent en contact avec le lobe optique, apparaît comme l'action déterminante de ce phénomène.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VI

ÉLECTRORÉTINOGRAMME DES OPILIONS ÉPIGÉES ET CAVERNICOLES

INTRODUCTION

Cette étude a pour objet de décrire l'électrorétinogramme des Opilions et d'associer la physiologie à l'étude de l'ultrastructure de l'œil ; savoir si les modifications structurales qui se manifestent au cours de la rudimentation et de la régression de l'œil chez les Opilions cavernicoles se traduisent ou non par une modification de l'ERG est la question à laquelle tend à répondre ce travail.

Parmi les Arachnides, l'étude de l'ERG a suscité plusieurs travaux concernant les Scorpions (Machan, 1966 ; Carricaburu et Nait, 1967 ; Carricaburu et Cherrak, 1968 a et b) et les Araignées (Magni et Strata, 1965). Par contre chez les Opilions, aucun travail n'avait été réalisé jusqu'à présent (Carricaburu et Muñoz-Cuevas, 1978).

Nous nous proposons d'étudier ici l'ERG de trois espèces d'Opilions, un Gonyleptidae épigé *Acanthopachylus aculeatus* et deux espèces cavernicoles, *Ischyropsalis luteipes* et *Ischyropsalis pyrenaea*. Les ERG des adultes et de certains stades nymphaux ont été enregistrés.

MÉTHODE ET TECHNIQUE.

Les animaux sont fixés sur un support orientable de dimensions adaptées à la taille de l'animal. Celui-ci repose par sa face ventrale sur une plaque d'acier inoxydable servant d'électrode indifférente, avec interposition d'une petite quantité de pâte pour électrocardiographie humaine, afin d'améliorer le contact. L'électrode active, en acier inoxydable, aiguisée par électrolyse, est posée sur l'œil au moyen d'un micromanipulateur Prior. Ici encore, une très petite quantité de pâte pour électrocardiographie améliore le contact. Les deux électrodes sont connectées, respectivement, aux entrées d'un amplificateur différentiel à courant continu de très grande impèdance d'entrée (10^{12} ohms) de construction personnelle décrit par ailleurs par Carricaburu (1968). Cet appareil comporte deux circuits permettant, le premier, d'injecter une tension continue réglable servant à compenser la tension de repos de l'animal, le second, d'injecter des tensions d'étalonnage. L'ensemble de l'animal, du micromanipulateur et du premier étage de l'amplificateur sont enfermés dans une cage de Faraday.

Le signal de sortie de l'amplificateur est envoyé à un oscilloscope cathodique réglé sur la position « balayage déclenché ». Le stimulus est fourni par un flash électronique dont la construction est due à Carricaburu. Ce flash comporte une ligne à retard constituée très simplement d'un relais électromagnétique de telle sorte que lorsque l'on déclenche l'obturateur de l'appareil photographique servant à photographier l'écran de l'oscilloscope, on met en route le balayage de l'oscilloscope et simultanément on excite le relais ; le relais à son tour allume le flash. Il s'écoule donc toujours le même temps, soit 5 ms, entre le début du balayage et la stimulation, de telle sorte que les ERG sont toujours placés de la même manière sur l'écran.

Source : MNHN, Paris

Le stimulus est blanc et d'intensité constante. Nous n'avons pas cherché à utiliser des stimulus colorés ou d'intensité différente. Par contre, nous avons étudié l'adaptation à l'obscurité qui, comme chez la quasi-totalité des animaux, vertébrés ou non, entraîne une modification de l'ERG. À cet effet, on enregistre tout d'abord un ERG de l'animal adapté à la lumière (LA) par une dizaine de flashes. Puis on laisse l'animal à l'obscurité un temps variable avant l'enregistrement d'un ERG. Il est à noter que les animaux sont extrêmement fragiles, que certains individus meurent au bout d'un séjour de quelques minutes dans la cage. Nous n'avons donc pas pu étudier les très longues adaptations à l'obscurité.

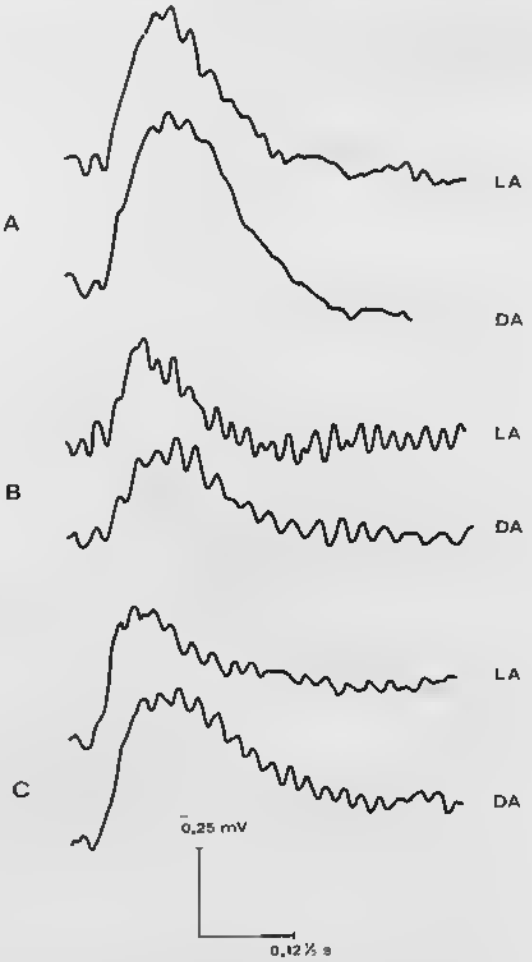


FIG. 25 à 27. — Courbes d'électrorétinogramme.

FIG. 25, A. — E.R.G. d'Acanthopachylus aculeatus ; adulte. L.A. Animal adapté à la lumière. D.A. Animal adapté à l'obscurité.
B. — E.R.G. d'Acanthopachylus aculeatus, Nymphe 4. L.A. Animal adapté à la lumière. D.A. Animal adapté à l'obscurité.
C. — E.R.G. d'Acanthopachylus aculeatus, Nymphe 3. L.A. Animal adapté à la lumière. D.A. Animal adapté à l'obscurité.

RÉSULTATS.

A. — *Acanthopachylus aculeatus.*

1. Adulte n° 1. Comme dans les deux autres espèces étudiées, l'ERG est simple, du type monophasique, constitué d'une grande onde négative, d'une durée de l'ordre de 250 ms. Un petit accident positif, au début de l'ERG, a une amplitude comparable à celle du bruit de fond : dans l'état actuel

Source : MNHN, Paris

des recherches, on ne peut affirmer qu'il s'agisse d'un artefact ou non. L'amplitude de l'ERG est de l'ordre du demi-millivolt. L'adaptation à l'obscurité se manifeste par une très faible augmentation d'amplitude, un arrondissement du sommet, et une descente plus lente.

2. Nymphe 4. Ici encore les courbes LA et DA sont différentes, l'ERG DA est plus arrondi, son sommet plus tardif, 125 ms après le stimulus, au lieu d'une centaine pour l'ERG LA, et la descente est plus lente.

3. Nymphe 3. La forme générale et l'influence de l'adaptation sont les mêmes que dans les deux cas précédents.

Ainsi donc, chez *Acanthopachylus aculeatus*, il n'existe pas de différences marquées entre les ERG de l'adulte et des nymphes 3 et 4.

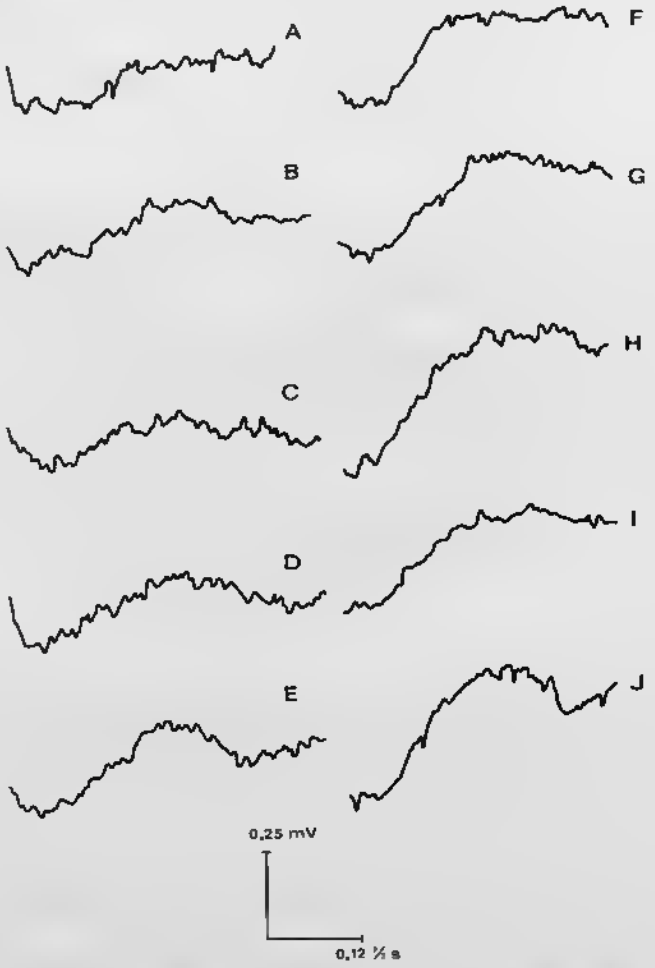


FIG. 26, A et G. — E.R.G. d'*Ischyropsalis luteipes* adulte.

A. — Animal adapté à la lumière.

B à J. — Animal adapté à l'obscurité, 1, 2, 5, 10, 15, 30 secondes et 1, 2, 5 minutes respectivement.

B. *Ischyropsalis luteipes*.

Les ERG sont très différents de ceux de *A. aculeatus*.

1. Adulte. Les figures 26 et 27 montrent les ERG pour différents états d'adaptation. L'ERG de l'animal adapté 5 mn à l'obscurité, courbe J, est une onde négative simple, très lente, le maximum étant atteint au bout de près de 250 ms, et de décroissance extrêmement lente, de prés d'une seconde. L'ampli-

Source : MNHN, Paris

tude est de l'ordre de 0,45 mV. Chez l'animal adapté à la lumière, courbe 1, l'ERG est de même forme, mais d'amplitude bien plus faible, de l'ordre de 0,1 mV.

Les autres courbes permettent de suivre le développement de l'adaptation. L'amplitude de l'ERG augmente de la première seconde de l'adaptation et croît régulièrement avec l'adaptation. La modification de l'adaptation est presque immédiate.

2. Nymphe 1. L'ERG LA, courbe 2, est constitué d'une onde négative simple, d'une amplitude d'environ 0,07 mV, avec un sommet à environ 125 ms du stimulus. Après cinq minutes d'adaptation, courbe 4, l'ERG est d'amplitude beaucoup plus grande, environ 0,35 mV, de forme plus arrondie, avec un sommet plus tardif (150 ms).

Une durée d'adaptation d'une minute donne un résultat intermédiaire.

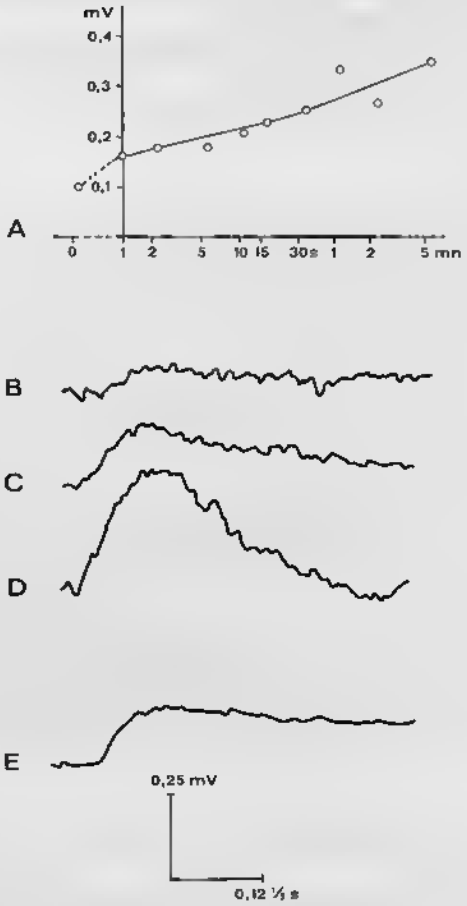


FIG. 27.

A. — Amplitude de l'E.R.G. d'*Ischyropsalis luteipes* en fonction de la durée de l'adaptation à l'obscurité.
B. — E.R.G. d'*Ischyropsalis luteipes*, Nymphe I, animal adapté à la lumière.
C. — E.R.G. d'*Ischyropsalis luteipes*, Nymphe I, animal adapté à l'obscurité 1mm.
D. — E.R.G. d'*Ischyropsalis luteipes*, Nymphe I, animal adapté à l'obscurité 5mm.
E. — E.R.G. d'*Ischyropsalis pyrenaea*, adulte adapté à la lumière.

C. *Ischyropsalis pyrenaea.*

1. Adulte. L'animal étant extrêmement fragile, nous n'avons pu enregistrer que l'ERG de l'animal adapté à la lumière. Cet ERG, monophasique, montre une montée relativement rapide, le maxi-

Source : MNHN, Paris

mum étant atteint à 150 ms du stimulus, et une descente extrêmement lente de l'ordre d'une seconde. Son amplitude est de l'ordre de 0,15 mV.

Conclusions.

La comparaison de l'ERG des espèces épigées et cavernicoles permet de faire trois remarques :

1. La forme de l'ERG de la nymphe 1 de l'espèce cavernicole *Ischyropsalis luteipes* ne se distingue pratiquement pas de celui de l'animal épigé, aussi bien nymphe qu'adulte.

2. Les animaux adultes des espèces cavernicoles ont des ERG profondément modifiés par rapport à ceux de l'espèce épigée prise comme référence.

3. L'adaptation à l'obscurité à la fois de la nymphe 1 et de l'adulte de *I. luteipes* se traduit par une importante augmentation de l'amplitude.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VII

GÉNÉTIQUE ET ÉVOLUTION RÉGRESSIVE

INTRODUCTION

Les phénomènes de rudimentation et de régression ont attiré l'attention des naturalistes et des biologistes depuis fort longtemps. Historiquement, les interprétations qui essaient de rendre compte des problèmes de la biologie cavernicole, se regroupent fondamentalement en deux ordres majeurs d'idées : le lamarckisme avec son développement néo-lamarckiste et le darwinisme avec l'école néo-darwiniste et la théorie synthétique.

En reconnaissant l'apport fondamental des tenants du néo-lamarckisme, Packard (1888, 1894), Cope (1887), Racovitza (1907), Jeannel (1943, 1950, 1965), Fage (1931) et de l'organicisme, Vandel (1964) au développement des idées sur l'évolution régressive, aujourd'hui il nous semble difficile de les suivre.

Le développement croissant de la génétique depuis l'époque de Morgan, la génétique des populations, la génétique écologique, la génétique du développement et la génétique moléculaire, nous permettent aujourd'hui de donner une explication causale à beaucoup de phénomènes qui constituent le complexe de l'évolution régressive.

Dans cette perspective causale, les travaux de Kosswig et de son école s'illustrent particulièrement dans l'analyse génétique des Poissons cavernicoles.

Notre propos dans ce dernier chapitre est de souligner les concepts essentiels de la théorie génétique de Kosswig et d'essayer d'interpréter les phénomènes régressifs du genre *Ischyropsalis* dans cette perspective.

A. — Aspects phylétiques dans l'évolution du genre *Ischyropsalis*.

Dans la compréhension du phénoméne de la rudimentation et de la régression structurale des yeux dans le genre *Ischyropsalis*, nous devons considérer les aspects phylétiques, génétiques, bio-écologiques et structuraux qui nous aideront à saisir le problème dans son ensemble.

Les études de systématique évolutive qui ont été réalisées avec le genre *Ischyropsalis* (Hadzi, 1942, 1954 ; Dresco, 1952, 1966 a, b, 1967 a, b, c, 1968 a, b, 1969 ; Juberthie, 1961, 1963, 1964, 1974 ; Martens, 1965, 1967, 1969 a, b) ont démontré que :

1) toutes les espéces sont lucifuges et hygrophiles,

2) la plus grande densité de colonisation se produit dans les chaînes de montagnes de moyenne et haute altitude,

3) des populations cavernicoles sont connues pour chaque espèce,

4) cinq espèces : *I. hadzii, strandi, muellneri, magdalenae* et *dispar* se retrouvent uniquement dans les grottes et montrent des signes typiques d'adaptation cavernicole.

Source : MNHN, Paris

Deux tentatives ont été réalisées pour mettre l'ensemble des espèces en phylums (Dresco, 1969 et Martens, 1969). Nous suivrons le modèle proposé par Martens qui nous semble plus satisfaisant. Cet auteur, par des critères biosystématiques, groupe l'ensemble des espèces dans trois groupes évolutifs :

Groupe *hellwigi*, groupe *dentipalpis*, et groupe *kollari*.

1. *Ischyropsalis hellwigi*
   Ischyropsalis hellwigi hellwigi
   Ischyropsalis hellwigi lucantei
2. *Ischyropsalis dentipalpis*
   Ischyropsalis adamii
   Ischyropsalis carli
   Ischyropsalis luteipes
   Ischyropsalis manicata
   Ischyropsalis nodifera
   Ischyropsalis pyrenaea
   Ischyropsalis robusta
3. *Ischyropsalis kollari*
   Ischyropsalis hadzii
   Ischyropsalis muellneri
   Ischyropsalis strandi
   Ischyropsalis magdalenae
   Ischyropsalis dispar

Un des critères biosystématiques de séparation est constitué par la structure du scutum abdominal et son évolution ontogénique. Le scutum parvum est considéré par Martens (1969) comme phylétiquement ancien et le scutum laminatum comme une forme phylétique récente.

Les espèces du groupe *kollari*, qui renferment toutes les formes troglobies, développent un scutum de type laminatum. Ce type laminatum est un scutum de caractère rudimentaire qui, au cours du développement postembryonnaire, n'a pas réussi à compléter sa morphogenèse. Cette tendance évolutive à former un scutum laminatum qui s'accentue dans les espèces strictement cavernicoles est un phénomène qui se manifeste progressivement au cours de l'évolution du genre, et qui accentue la dépendance physiologique des espèces strictement cavernicoles à leurs biotopes.

De ces considérations phylétiques générales sur le genre *Ischyropsalis*, une première question qui ressort nettement est celle de la préadaptation de la lignée *Ischyropsalis* à la vie cavernicole.

Le concept de la préadaptation figurait déjà implicitement dans l'œuvre de Darwin. Cuenot (1914, 1921) a formulé une théorie générale de la préadaptation : « les caractères préadaptatifs entraînent un filtrage de la faune avoisinante dans la direction des places vides ; les espèces qui les possèdent ont été en mesure de passer à travers les mailles du filtre, qui arrête toutes celles qui ne les possèdent pas ».

Vandel (1964) dans les étapes de l'évolution souterraine, distingue la période de préparation : « L'évolution souterraine comporte une première étape qui a exigé des durées considérables et qui s'est déroulée à la surface de la terre ». Cet auteur distingue les préadaptations alimentaires, physiologiques et écologiques. Il distingue aussi les centres de préparation à la vie cavernicole, le sol, les névés, les mousses, l'humus et le milieu interstitiel.

Kosswig (1960, 1962, 1963, 1965, 1976) justifie le recours au concept de préadaptation et il écrit : « sans les préadaptations nécessaires aux nouvelles conditions de vie, le passage à un biotope est impossible. Dans le cas des Poissons hypogés, la préadaptation réside dans la présence de certaines structures et de certains traits de comportement de la forme ancestrale qui ne doivent pas changer après l'occupation du nouveau milieu » (Kosswig, 1976).

L'illustration du concept de préadaptation à la vie cavernicole est particulièrement bien nette pour le genre *Ischyropsalis*. Toutes les espèces de ce genre sont lucifuges et hygrophiles. À part les espèces troglobies strictes, ces animaux vivent dans des milieux humides, frais et peu éclairés.

Source : MNHN, Paris

Ischyropsalis luteipes est localisé en France dans le Massif Central et sur le versant nord des Pyrénées centrales et orientales, entre 100 et 2.000 m d'altiude (Dresco, 1952 ; Juberthie, 1961).

Ses biotiopes sont constitués par les pertes des cours d'eau, les galeries de mines désaffectées, les mousses près des ruisseaux et des sources, ou sur des parois rocheuses, humides ; il peut être également récolté sur la face inférieure de bois humides (écorces) et de pierres non enfoncées dans le sol (Juberthie, 1964).

Ischyropsalis luteipes est une espèce troglophile, abondante, avec une large distribution géographique et qui est en voie de colonisation des grottes et des réseaux karstiques. Comme le souligne Kosswig (1965) la notion de troglophile est extrêmement difficile à préciser. Nous pensons que, dans chaque série phylétique, plusieurs degrés dans cette notion peuvent être établis. Le facteur qui nous semble important à dégager dans le cas d'*I. luteipes* est que cette espèce est encore sous l'action de la sélection naturelle stabilisante.

Dans chaque cas où cette espèce colonise des grottes, le flux génique avec l'extérieur est maintenu et ainsi la stabilité des caractères.

I. pyrenaea est une espéce moins abondante, avec une aire de répartition moins étendue que *I. luteipes*.

Jusqu'à ces dernières années, cette espèce était considérée comme ne peuplant que les grottes. Actuellement, après les recherches de Dresco (1967) et Martens (1969, 1977, comm. pers.), nous savons que cette espèce a été trouvée à l'extérieur, dans les Pyrénées (Dresco) et dans les Alpes françaises (Martens). Les animaux des Alpes constituent une sous-espèce alpine (Martens, 1977, comm. pers.).

I. pyrenaea représente une étape plus avancée que *I. luteipes* dans la colonisation des grottes. Dans une aire de distribution géographique discontinue, et avec une faible densité de population, le phénomène d'isolement géographique a permis à cette espèce de constituer des populations cavernicoles de type permanent. Si les communications entre les populations épigées et les populations cavernicoles sont encore possibles, elles doivent être très réduites.

Les études de bio-écologie de cette espèce (Juberthie, 1961, 1964) ont démontré, dans le cycle vital, un certain nombre de caractéres adaptatifs à la vie cavernicole.

Sachant actuellement que cette espèce se retrouve à l'extérieur des grottes, il nous semble difficile de la considérer comme une espèce troglobie stricte. Cette espèce illustre bien la difficulté opérationnelle de la notion de troglophilie ; elle a accompli un isolement géographique important, mais la rupture avec le milieu extérieur n'est pas définitive pour toute l'aire de répartition. Nous suggérons donc de la considérer comme ayant atteint un degré avancé dans l'évolution troglophile, ce qui nous semble moins statique et permet d'ajouter au phénomène la notion de durée,

I. muellneri est une espèce strictement troglobie, distribuée dans un petit nombre de grottes de Slovenie.

I. strandi, espèce strictement cavernicole-troglobie, est distribuée dans un petit nombre de grottes des Alpes italiennes.

La densité des populations pour ces deux espèces est réduite et dans chaque prospection, quelques exemplaires seulement sont récoltés.

Du fait général que ce sont des carnassiers et qu'il sont placés en haut de la pyramide alimentaire dans un milieu où la biomasse n'est pas bien élevée, les populations effectivement ne devraient pas être très abondantes.

B. — Modèle général de la théorie génétique de Kosswig.

Dans la présentation du modèle de cette théorie, nous ferons appel aux travaux de Kosswig (1936, 1940, 1959, 1960, 1962, 1963, 1965, 1976), de Sadoglu (1955, 1956, 1957, 1969), Peters (1966, 1968, 1973 a, b), Wilkens (1970 a, b, 1971, 1972, 1973), Parzefall (1970, 1973, 1974), Schemmel (1967, 1975) et Pfeiffer (1966) qui ont grandement contribué à l'analyse de l'évolution régressive.

Les travaux de ce groupe ont été axés fondamentalement sur les Poissons cavernicoles — *Astyanax*

Source : MNHN, Paris

mexicanus — et leur forme troglobie — *Anoptichthys*. Les recherches effectuées par ces auteurs ont abordé l'hybridation, l'analyse de la morphogenèse de l'œil et de la pigmentation, la recherche des caractères dégénératifs et constructifs, et le comportement comparé des formes épigées et cavernicoles.

De l'ensemble de ces travaux qui s'étalent de 1934 à nos jours, nous pouvons dégager un certain nombre de conclusions :

1) Sans les préadaptations necessaires aux nouvelles conditions de vie, le passage à un nouveau biotope se révèle impossible. Dans le cas actuel, la préadaptation réside en la présence de certaines structures et de certains traits de comportement de la forme ancestrale qui ne doivent pas changer après l'occupation du nouveau milieu.

2) Le développement régressif de l'œil d'un cavernicole ne peut s'établir que si l'échange génique, entre la population hypogée et la population épigée d'origine, subit une réduction ou devient même totalement impossible en raison de l'isolement des biotopes. Ceci a pour effet de transformer la population cavernicole en une population fondatrice, largement ou même totalement isolée du reste de l'espèce. En raison du nombre limité d'individus qui la constituent dans les cas étudiés, une telle population ne couvre qu'une fraction de la variabilité génétique de l'ensemble de la population spécifique, parmi laquelle figurent les allèles négatifs peu fréquents qui exercent une action dégénérative sur l'épigénotype.

3) Chaque caractère, ayant perdu son importance biologique dans le nouveau milieu et pour cette raison n'étant plus soumis à la sélection stabilisante si efficace avant le changement de milieu, peut commencer à dégénérer. Cette dégénérescence est le résultat de la pression de mutation. Des mutations de gènes non contrôlés par la sélection stabilisante (allèles régressifs) ont la posibilité de se recombiner avec d'autres gènes du « pool génique » de la population. Des mutations de différents loci, influençant le même caractére en réduction, sont plus facilement accumulées chez une population peu nombreuse et bien isolée.

Les allèles négatifs qui contribuent à la formation du génotype partiel de l'œil peuvent se recombiner sur une base homozygote et posséder ainsi une probabilité élevée pour atteindre un taux de 100 % dans la population considérée.

Wilkens considère les gènes responsables de cette réduction comme un systéme de polygènes additifs (Augengene), gènes oculaires dont les allèles normaux caractérisent le Poisson épigé. Suivant Wilkens, sept paires d'alléles sont responsables de la régression de l'œil chez *Anoptichthys*.

Pour la réduction de la mélanine, c'est-à-dire la réduction du nombre de mélanophores du Poisson épigé, un gène est muté en alléle récessif dans la population de la grotte de Sabinos, et deux dans celle de Pachon. En outre, un locus est connu chez les populations hypogées qui, en état homozygote, cause une diminution du nombre de granules mélaniques.

Les Poissons cavernicoles ont perdu la capacité de réagir à la substance d'alarme que posséde l'*Astyanax* épigé. La perte de cette disposition chez les cavernicoles est déterminée par deux loci (Pfeiffer).

Les croisements entre *Astyanax* et *Anoptichthys* révélent que la base génétique de l'œil est un systéme de gènes qui sont hiérarchiquement et fonctionnellement interdépendants. Ces gènes opèrent additivement, et leur corrélation génique dans l'œil est de type « auto-régulation ».

La maniére hiérarchique de la manifestation des gènes oculaires donne un modèle typique de développement et d'organisation. D'aprés la forme que prendra l'expression génique de l'œil, ce modéle de développement détermine les structures et les séquences structurales qui traversent l'œil pendant sa réduction évolutive.

Vraisemblablement, ces séquences sont différentes dans chaque espèce.

Le nombre de gènes (ou supergènes) participant à cette réduction est assez élevé (7 pour l'œil, jusqu'à 4 pour la pigmentation, 2 pour le comportement, un nombre inconnu pour le changement morphologique de coloration). Un tel systéme polygénique ne peut se développer que par des mutations successives.

Il ne semble pas important de savoir dans quelle succession les caractères dégénératifs furent acquis par de nombreuses générations, nous nous trouvons confrontés avec un changement progressif de génotypes qui évoque une orthogenèse, qui n'est en réalité rien d'autre que le résultat d'une pres-

Source : MNHN, Paris

sion continue de mutations. Rien n'est connu sur une valeur sélective ou sur une supériorité compétitive de certains de ces phénotypes dégénératifs dans les grottes (Kosswig).

Préadaptation de la population épigée ——— Sélection stabilisante

Passage à un nouveau biotope

Échange génique interrompu

Population hypogée ——— Absence de pression de sélection

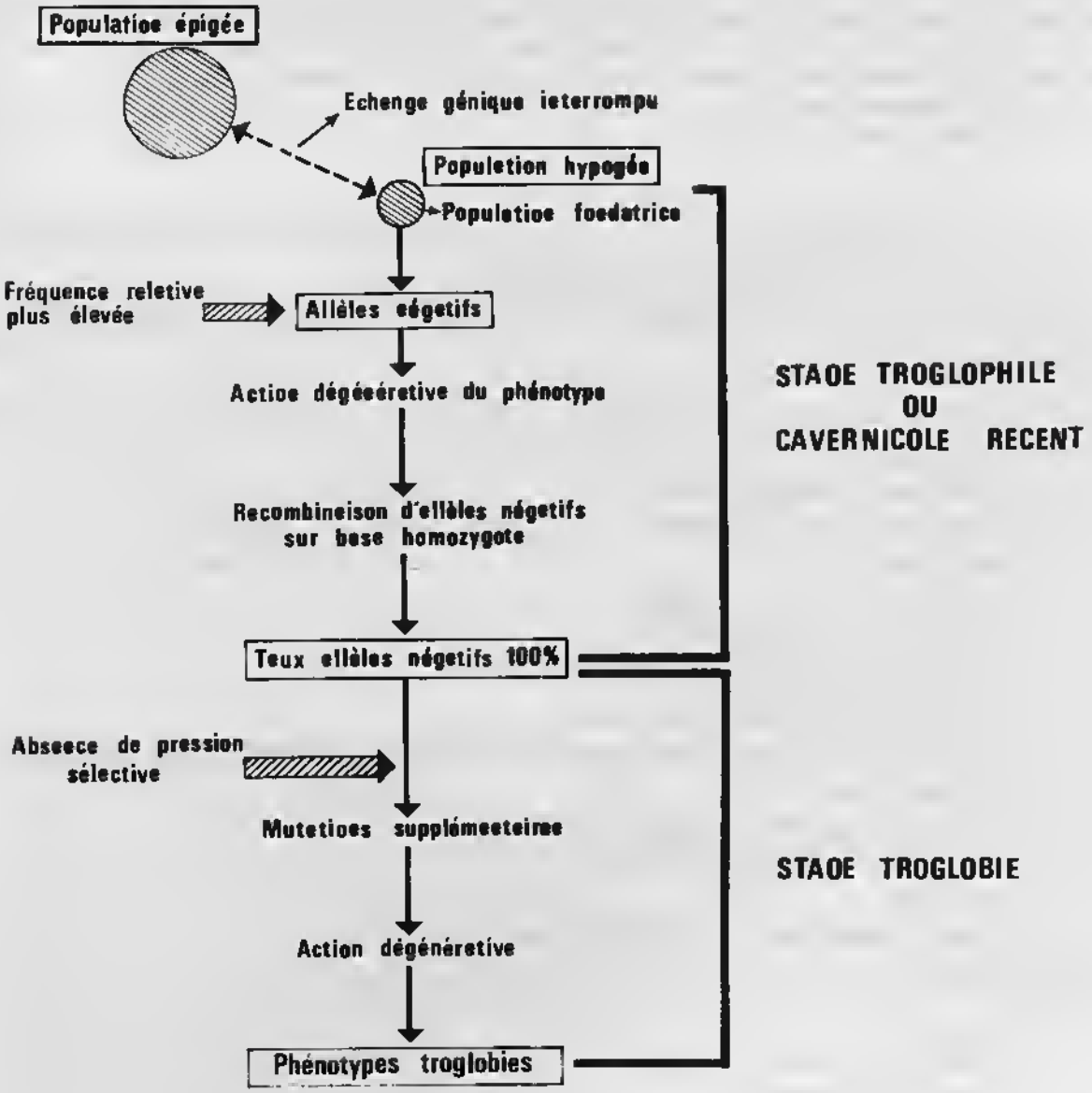
Fréquence allèles négatifs élevée ——— Pression de mutation élevée

Action dégénérative de l'épigénotype

Recombinaison d'allèles négatifs sur base homozygote

Mutations supplémentaires (action dégénérative)

Épigénotype Troglobie.



Source : MNHN, Paris

C. — Essai d'interprétation de la rudimentation et de la régression de la structure oculaire des *Ischyropsalis* dans le cadre de la théorie génétique de Kosswig.

Les modifications structurales qui surviennent au cours de l'évoluton régressive sont le produit de l'action génique, comme l'ont démontré les travaux de l'école de Kosswig. Cette action génique, pour un organe déterminé ou pour l'ensemble de l'organisme, se manifeste à travers un systéme épigénétique, dans lequel deux aspects fondamentaux sont à considérer : tout d'abord les changements dans la composition cellulaire (différenciation cellulaire), puis les changements dans la forme géométrique (morphogenèse) (Waddington, 1968).

Dans la différenciation cellulaire le processus de base, élémentaire, est la dérepression d'un gène structural par l'intermédiaire d'un gène de reconnaissance, substance produite par un autre locus.

Le processus de la différenciation cellulaire dans un organisme élevé implique un complexe de gènes plutôt que des gènes isolés, ce processus est mis en place en trois phases successives :

— l'acquisition de compétence,
— la détermination,
— l'activation.

Les résultats obtenus dans la série régressive des *Ischyropsalis* nous permettent d'émettre des hypothèses sur les corrélations entre d'une part, l'action génique et d'autre part, les altérations des modèles de la différenciation cellulaire et de la morphogenèse de l'œil.

Par rapport au modèle de différenciation cellulaire et de morphogenèse de l'œil que représente *Ischyropsalis luteipes*, nous pouvons établir une série de points régressifs pour les espèces *pyrenaea, muellneri* et *strandi*.

1. Différenciation et morphogenèse de la rétine.

a) Vésicule optique.
- Réduction du nombre des cellules
- Réduction de la taille des cellules

b) Photorécepteur.
- Réduction du nombre des cellules
- Réduction de la taille des cellules
- Altération du modéle type de la pigmentation
- Absence de pigmentation
- Désorganisation du modéle du rhabdome
- Rudimentation et absence du processus du renouvellement de la membrane du rhabdome

c) Cellule pigmentaire.
- Réduction du nombre de cellules pigmentaires
- Absence totale de cellules pigmentaires

d) Nerf optique.
- Rudimentation progressive du contenu axonal

2. Système dioptrique.

a) Cellule vitrée.
- Réduction du nombre des cellules
- Régression nécrobiotique

Source : MNHN, Paris

b) Cristallin.
- Réduction de la taille
- Régression nécrobiotique

3. Centres optiques.
- Réduction du nombre de neurones
- Réduction de la taille du neuropile.

Dans l'ensemble, tous ces points de rudimentation correspondent à une action génique au niveau de la différenciation cellulaire, soit dans l'acquisition de la compétence, de la détermination ou de l'activation cellulaire, soit dans la morphogenèse.

La distribution de ces points de rudimentation et de régression s'accentue grandement dans le passage du stade troglophile à troglobie, et chez les deux espèces strictement troglobies, ces points régressifs modifient complètement les modèles pour arriver à l'obtention d'un épigénotype profondément modifié.

Les modifications de l'ERG des espèces cavernicoles étudiées *I. luteipes* et *I. pyrenaea*, et la différence des réponses entre les nymphes I et les animaux adultes, trouvent aussi une explication dans la rudimentation épigénétique.

CONCLUSIONS.

Parmi les nombreuses théories qui ont essayé d'interpréter l'évolution régressive des cavernicoles, la théorie génétique de Kosswig est la seule à répondre d'une façon causale aux différents problèmes posés.

Cette théorie est axée sur la génétique des populations et a été testée expérimentalement par l'analyse génétique des hybridations entre *Astyanax* et *Anoptichthys*.

L'analyse des phénomènes régressifs dans la différenciation cellulaire et dans la morphogénèse de l'œil chez les *Ischyropsalis* s'accorde avec le modèle de cette théorie.

Les modifications électrophysiologiques (ERG) des espèces cavernicoles *I. luteipes* et *I. pyrenaea*, et les différences de réponse entre les nymphes et les adultes trouvent aussi une explication dans les modifications épigénétiques.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

— L'embryogenèse de l'œil chez les Opilions se déroule pendant les trois dernières phases du développement : inversion de l'embryon, organogenèse larvaire et larve.

— Les replis ectodermiques qui donnent naissance à la vésicule optique se forment pendant la phase d'inversion de l'embryon.

— La vésicule optique s'individualise et se sépare complètement de l'ectoderme. Les invaginations ectodermiques qui forment la vésicule optique présentent des figures de mitoses décelables dès le début de l'invagination.

— La vésicule optique représente le centre de différenciation cellulaire de la rétine.

Les cellules issues de mitoses différentielles de la vésicule optique s'engagent dans deux voies : l'une donnera la cellule photoréceptrice, l'autre la cellule pigmentaire.

— La différenciation du photorécepteur se déroule pendant la cinquième phase du développement ou phase d'organogenèse larvaire. Quatre cellules rétinulaires s'accolent par leur moitié sous-apicale en laissant entre elles une cavité où se projettent les microvillosités du rhabdome. Ces quatre cellules forment une rétinule.

Le premier signe ultrastructural de la différenciation du rhabdome est la formation de fines microvillosités formées par évagination de la membrane interne de chaque cellule rétinulaire autour d'une évagination de plus fort diamètre.

Un diplosome est présent dans chaque cellule rétinulaire et le centriole distal émet des microtubules ciliaires à l'intérieur d'une microvillosité élargie. Ce phénomène d'induction ciliaire du rhabdome dure 48 heures chez *Ischyropsalis luteipes*.

La longueur des microvilli passe de 0,5 μ à 1,4 μ à la fin de la phase larvaire. Le diamètre des microvilli passe de 600 Å à 1.000 Å avant l'éclosion.

Pendant la phase larvaire, l'égalisation de la forme des microvilli s'accompagne d'un arrangement dans l'espace et de la formation de nids d'abeille caractéristiques.

Au cours de la différenciation des nouvelles cellules rétinulaires, pendant la phase larvaire, se retrouve le même modèle d'induction ciliaire qu'au début de la différenciation.

Au cours de la phase larvaire (L_2) s'établissent les contacts de type « Gap junctions » entre les microvillosités.

— Dès le début de la différenciation du rhabdome, deux types de vésicules sont élaborés par pinocytoses de la membrane du rhabdome : des vésicules lisses et des vésicules hérissées. Une relation entre le développement de la surface du rhabdome et le nombre et la taille des corps multivésiculaires de la cellule rétinulaire a été observée au cours de la phase larvaire.

Le phénomène de pinocytose de la membrane du rhabdome et le complexe des corps multivésiculaires participent à la régulation de la membrane du rhabdome.

— La pigmentation de la rétine apparaît formée par des grains sphériques de taille variable, fort denses aux électrons. Ces grains font partie du cytoplasme de la cellule pigmentaire et du photorécepteur.

La nature biochimique du pigment dans les yeux d'*Ischyropsalis luteipes* et d'*Acanthopachylus aculeatus* est une Ommine (Ommochromes).

Source : MNHN, Paris

Le pigment identifié dans l'hypoderme de *Phalangium opilio* est une Xanthommatine (Ommochrome).

Dans la formation d'un grain de pigment, quatre phases successives expliquent le phénomène :

1) Formation d'un saccule par le réticulum endoplasmique lisse.
2) Élaboration d'une matrice à l'intérieur du saccule, cette matrice semble de nature riboprotéique.
3) Élaboration et libération du pigment par l'appareil de Golgi.
4) Remplissage du saccule et formation définitive des grains.

Deux types de grains se différencient dans les cellules pigmentaires et rétinulaires :

Le type I qui se différencie dès le premier jour du développement de la rétine ; il est sphérique et mesure en moyenne 0,6 μ de diamètre.

Le type II, qui se différencie 120 heures après chez *I. luteipes* et 72 heures après chez *I. pyrenaea*, est plus grand que le type I, il mesure en moyenne 1 μ de diamètre.

Les changements de coloration des yeux chez *I. luteipes* et chez *I. pyrenaea* pourraient s'expliquer par le mode de formation par séquence des ommines au cours du développement embryonnaire et larvaire.

Du point de vue fonctionnel, en plus de leur fonction primaire de type redox des ommochromes, ils agissent dans l'œil comme écran pigmentaire avec deux fonctions fondamentales :

— Réduire l'énergie lumineuse totale sur le récepteur.
— Provoquer une augmentation de l'acuité visuelle.

— L'appareil dioptrique chez les Opilions se différencie à partir des cellules d'origine ectodermique qui recouvrent la vésicule optique primitive. Ces cellules indifférenciées se transforment lentement au cours de la phase d'organogenèse larvaire en cellules vitrées responsables de la sécrétion du cristallin. Dans une phase postérieure, ces cellules sécrètent des grains denses aux électrons. Cette sécrétion est d'origine golgienne.

Ensuite, à l'extérieur de la cellule vitrée, cette sécrétion s'organise en microfibrilles qui prennent une orientation parabolique et qui constituent le matériel fondamental du cristallin.

La formation du cristallin se continue pendant tout le développement postembryonnaire. La cornée est une spécialisation superficielle du cristallin et elle est rejetée à chaque exuviation.

— Sous l'action expérimentale de la lumière blanche, la rétine répond dès les premiers jours de leur différenciation. Le processus général de différenciation cellulaire est accéléré, soit au niveau de la différenciation des microvillosités du rhabdome et de leur agencement dans l'espace, soit au niveau de la synthèse des membranes dans la vésicule optique, soit au niveau de la différenciation du pigment.

La dilatation des microvilli du rhabdome, dilatation irrégulière dans leur longueur et irrégulière sur la totalité du rhabdome, semble être une réponse générale du rhabdomère à l'action de la lumière.

Le réticulum endoplasmique lisse réagit à la lumière par une dilatation. Cette réaction est générale quels que soient le type cellulaire et la zone de la rétine observée.

Le processus de la différenciation du pigment est accéléré par l'action de la lumière, au niveau de la synthèse du pigment, et au niveau de la formation des grains. Ce phénomène est semblable dans les cellules pigmentaires et photoréceptrices.

La migration des grains de pigment et la formation d'un écran pigmentaire entre le rhabdome et la membrane prérétinienne sous l'action de la lumière, peuvent être considérées comme une réaction de type pupillaire.

— Dans la lignée régressive du genre *Ischyropsalis*, *luteipes*, *pyrenaea*, *muellneri* et *strandi*, toutes ces espèces développent un œil au cours de la période embryonnaire et larvaire.

Source : MNHN, Paris

Des signes structuraux et fonctionnels se manifestent au cours du développement postembryonnaire et affectent l'œil dans le sens d'une rudimentation dans le genre *Ischyropsalis*.

Le sens de cette rudimentation phylétique troglophile-troglobie se réalise dans l'ordre *luteipes*, *pyrenaea*, *muellneri* et *strandi*.

La rudimentation de la rétine se manifeste par une diminution :

— du nombre des cellules rétinulaires,
— de la taille des cellules rétinulaires,
— de la hauteur du rhabdome,
— de la longueur des microvillosités du rhabdome,
— par des altérations de la structure du rhabdome et son agencement spatial,
— par une diminution de la pigmentation du photorécepteur avec des altérations du modèle général chez *I. muellneri* et par une absence complète de pigmentation chez *I. strandi*,
— par une diminution du nombre des cellules pigmentaires chez les troglophiles et leur absence complète chez les troglobies.

La rudimentation de l'appareil dioptrique se manifeste par :

— une perte de la capacité de différenciation cellulaire de la cellule vitrée chez *I. muellneri*,
— une réduction du taux de croissance du cristallin de plus en plus accentuée lorsque l'on passe de *luteipes* à *pyrenaea* et à *muellneri*,
— la régression ontogénique de l'appareil dioptrique chez *I. strandi* affecte le corps vitré, le cristallin et la cornée, qui deviennent des structures dégénératives.
— le nerf optique dans la série régressive des *Ischyropsalis* présente plusieurs caractères ultrastructuraux de rudimentation.

Parmi les structures, il faut souligner la diminution progressive du nombre des vésicules présynaptiques et des vésicules denses de neurosécrétion, la diminution progressive du nombre des corps multivésiculaires et des mitochondries, l'élargissement des axones et le développement du cytoplasme glial.

La rudimentation du lobe optique est un phénoméne progressif qui affecte préférentiellement la première masse optique et réduit le nombre des cellules de l'écorce.

La rudimentation du lobe optique est en corrélation directe avec la rudimentation de la rétine et avec la rudimentation du nerf optique.

L'étude électrophysiologique de l'ERG des espèces épigées et cavernicoles, permet de faire trois remarques :

— Les animaux adultes des espèces cavernicoles ont des ERG profondément modifiés par rapport à ceux de l'espèce épigée prise comme référence.
— La forme de l'ERG de la nymphe 1 de l'espèce cavernicole *I. luteipes* ne se distingue pratiquement pas de celle de l'espèce épigée *Acanthopachylus aculeatus*.
— L'adaptation à l'obscurité à la fois de la nymphe 1 et de l'adulte de *I. luteipes* se traduit par une importante augmentation de l'amplitude.
— Parmi les nombreuses théories qui ont essayé d'interpréter l'évolution régressive des cavernicoles, la théorie génétique de Kosswig est la seule à répondre d'une façon causale aux différents problémes posés.

L'analyse des phénoménes régressifs dans la différenciation cellulaire et dans la morphogenèse de l'œil chez les *Ischyropsalis* s'accorde avec le modèle de cette théorie.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ALMEIDA DE, F., 1968. — A formaçao dos omocromos nos olhos durante o desenvolvimento pupal da *Plodia interpunctella* H. B. *Mem. Est. Mus. Zool. Univ. Coimbra.* N° 305 : 1-11.

ALVERDES, A., 1924. — Die wirkung experimenteller eingriffe, insbesondere der Blendung auf den Histologisehen bau des Insektengehirns. *Z. Morphol. Okol. Tiere*, 2 : 189-216.

APPELT, V., 1900. — Studie o nervové soustave phalangiinu. *K. Böhm, ges. Wiss., Math. Nat. Klasse, Prag.*, 42 : 1-38.

ARNOLD, J., 1966. — On the occurrence of microtubules in the developping lens of the squid *Loligo peali*. *J. Ultrastruct. Res.*, 14 : 534-539.

—, 1967. — Organellogenesis of the Cephalopod Iridophoro : Cytomembranes in development. *J. Ultrastruct. Res.*, 20 : 410-421.

ATEMA, J., 1973. — Microtubule theory of sensory transduction. *J. Theor. Biol.*, 38 : 181-190.

AUTRUM, H., 1955. — Die spektrale Empfindlichkeit der Augenmutation White-Apricot von *Calliphora erythrocephala*. *Biol. Zbl.*, 74 : 515-524.

—, 1961. — Die sehschärfe pigmentfreier Fazettenaugen von *Calliphora erythrocephala*. *Biol. Zbl.*, 80 : 1-4.

BACETTI, B. et BEDINI, C., 1964. — Research on the structure and physiology of the eyes of a Lycosid spider microscopic and ultramicroscopic structure. *Arc. Ital. Biol.*, 102 : 97-122.

BAHR, R., 1971. — Die Ultrastruktur der Photorezeptoren von *Lithobius forficatus*. *Z. Zellforsch.* 116 : 70-93.

BARBER, V., 1974. — Cilia in sense organs. *In* : Cilia and Flagella, pp. 403-433. Ed. M. Sleigh. Academic Press, New-York.

BARONDES, S., 1967. — Axoplasmic transport : a report of an NRP work session. *Neurosci. Res. Prog. Bull.*, 5 : 307-419.

—, 1969. — Cellular dynamics of the neuron. Academic Press, New-York.

BARRA, J. 1971 a. — L'appareil dioptrique. *Z. Zellforsch.*, 117 : 322-353.

—, 1971 b. — Les photorécepteurs des Collemboles. Étude histochimique du cristallin. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, 8 : 49-53.

—, 1973. — Données morphologiques et ultrastructurales sur le développement, la mue et les photorécepteurs des Collemboles cavernicoles. Thése Univ. Louis Pasteur, Strasbourg.

BEDINI, C., 1965. — Ultrastructura degli occhi di uno scorpione *Euscorpius carpathicus*. *Ann. Ist. Sup. Sanit.*, 1 : 107-110.

—, 1967. — The fine structure of the eyes of *Euscorpius carpathicus* L. *Arch. Ital. Biol.*, 105 : 361-378.

BERNARD, F., 1932. — Comparaison de l'œil normal et de l'œil régressé cbez quelques Carabiques. *Bull. Biol. Fr. et B.*, 66 : 112-147.

—, 1937. — Recherches sur la morphogenèse des yeux composés d'Arthropodes. Développement, croissance, réduction. *Bull. Biol. Fr. et B.*, suppl., 23 : 3-156.

BERNARD, G. et MILLER, W., 1968. — Interference filters in the corneas of Diptera. *Invest. Ophthalmol.*, 7 : 416-434.

BERNHARD, C., 1967. — Structural and functional adaptations in a visual systems. *Endeavour*, 26 : 79-84.

BOULIGAND, Y., 1965. — Sur une architecture torsadée dans de nombreuses cuticules d'Arthropodes. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 261 : 3665-3668.

—, 1974. — Commun. pers.

Source : MNHN, Paris

BOUTHIER, A., 1969. — Isolemen d'Ommidine à l'état cristallisé à partir d'yeux de *Locusta migratoria* L. (Orthoptères). *C. R. Acad. Sc., Paris*, C. 268 : 1410-1412.

—, 1974. — Séparation et purification des Acridiommatines 1 et 2, Ommochromes du tégument de *Locusta migratoria* L. (Orthoptères). *C. R. Acad., Sc., Paris*, D, 279 : 1265-1268.

BUTENANDT, A. BIEKERT, E. et LINZEN, B., 1958. — Uber Ommochrome XIII. Isolie rung und Charakterisierung von Omminen. *Hoppe-Seyler's Z. Physiol. Chem.*, 312 : 227-236.

CARRICABURU, P. et NAIT, R. 1967. — Électrorétinogramme du Scorpion *Androctonus australis. C. R. Acad. Sc., Paris*, 264 : 2819-2821.

CARRICABURU, P. et CHERRAK, M., 1968 a. — Électrorétinogramme du Scorpion *Androctonus australis* en réponse à des éclairs périodiques. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 266 : 1299-1301.

—, 1968 b. — Analysis of the electroretinograms of the Scorpion *Androctonus australis. Z. vergl. Physiol.*, 61 : 386-393.

CARRICABURU, P., 1968 c. — Amplificateur à courant continu pour usage électrophysiologique utilisant des circuits intégrés Philbrick. *Arch. origin. CNRS, Paris*, 447 : 1-4.

CARRICABURU, P. et MUÑOZ-CUEVAS, A., 1978. — The electroretinograms of epigean and cavernicolous Opilions. *Vision Res.*, 18 : 1229-1231.

CHARAGOZLOU-VANGINNEKEN, I. et BOULIGAND, Y., 1973. — Ultrastructures tégumentaires chez un Crustacé Copépode *Cletocamptus retrogressus. Tissue and Cell*, 5 : 413-439.

CLARK, J., 1922. — The physiological action of light. *Physiol. Rev.*, 2 : 277-309.

COPE, E., 1887. — The origin of the fittest : Assays on evolution. *New-York, D. Appleton.*

CUENOT, L., 1914. — Théorie de la préadaptation. *Scientia*, 16 : 60-73.

—, 1921. — La genèse des espèces animales. Alcan, Paris.

CURTIS, D., 1969. — The fine structure of photoreceptors in *Mitopus morio* (Phalangida). *J. Cell. Sci.*, 4 : 327-351.

—, 1970. — Comparative aspects of the fine structure of the eyes of Phalangida (Arachnida) and certain correlations with habit. *J. Zool. London*, 160 : 231-265.

CURTIS, D. et PEARSON, R., 1972. — On the effect of darkness on the fine structure of the Phalangid eye. *Bull. Brit. Arach. Soc.*, 2 : 53-57.

DRESCO, E., 1952. — Répartition d'*Ischyropsalis luteipes* S. Notes Biosp., 7 : 101-104.

—, 1966. — Recherches sur les Opilions du genre *Ischyropsalis*. I. Les caractères systématiques. II. *Ischyropsalis robusta* S. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 2e sér., 38 : 586-602.

—, 1967. — Recherches sur les Opilions du genre *Ischyropsalis*. VI. *Ischyropsalis pyrenaea* S. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 2e sér., 39 : 665-679.

—, 1969. — Étude des Opilions de la famille des Ischyropsalidae et de la famille nouvelle des Sabaconidae. Thèse Doc. Fac. Sc., Nancy.

EAKIN, R., 1962. — Lines of evolution of photoreceptors. *J. gen. Physiol.*, 46 : 359 A-360 A.

—, 1963. — Lines of evolution of photoreceptors. *In* : General physiology of cell specialization, pp. 393-425. Ed. D. Mazia et A. Tyler, Mc Graw-Hill Book Comp.

EAKIN, R. et WESTFALL, J., 1964. — Further observations on the fine structure of some invertebrate eyes. *Z. Zellforsch.*, 62 : 310-322.

EAKIN, R., 1965 a. — Evolution of photoreceptors. *In* : Sensory receptors, Symposia on quantitative biology. *Cold Spring Harbor Lab. of Quant. Biol.*, 30 : 363-370.

EAKIN, R. et WESTFALL, J., 1965 b. — Fine structure of the eye of *Peripatus* (Onychophora). *Z. Zellforsch.*, 68 : 278-300.

EAKIN, R., 1966. — Differentiation in the embryonic eye of *Peripatus* (Onychophora). *In* : Sixt Int. Congr. Elect. Microsc., Kyoto, Japan, 2 : 507-508. Ed. Maruzen.

EAKIN, R. et BRANDENBURGER, J., 1967. — Differentiation in the eye of a pulmonate snail *Helix aspersa. J. ultrastruct. Res.*, 18 : 391-421.

EAKIN, R., 1968. — Evolution of photoreceptors. *In* : Evolutionary biology, 2 : 194-242. Ed. North Holland, Amsterdam.

EAKIN, R. et BRANDENBURGER, J., 1971. — Fine structure of the eyes of jumping spiders. *J. Ultrastruct. Res.*, 37 : 618-663.

Source : MNHN, Paris

EAKIN, R., 1972. — Structure of Invertebrate photoreceptors. *In* : Handbook of Sensory Physiology, 7 : 626-677. Ed. J. Herbert et A. Dartnall, Springer-Verlag, Berlin.

—, 1973. — Comm. pers.

EGUCHI, E., 1965. — The effect of darkness and abnormal ionic ratios on the fine structure of the Rhabdomes and on the Intercellular potentials of crayfish compound eyes. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 66 : 411-430.

EGUCHI, E. et WATERMAN, T., 1966. — The fine structure patterns in Crustacean rhabdoms. *In* : The functional organization of the compound eye. Wenner Gren. Center Int. Symp., ser. 7 : 105-127. Ed. C. G. Bernhard, Pergamon Press, Oxford.

—, 1967. — Changes in retinal fine structure induced in the crab *Libinia* by light and dark adaptation. *Z. Zellforsch.*, 79 : 209-229.

—, 1976. — Freeze-etch and histochemical evidence for cycling in crayfish photoreceptor membranes. *Cell. Tiss. Res.*, 169 : 419-434.

ETSLER, R., 1961. — Effects of visible radiation on Salmonoid embryos and larvae. *Growth*, 25 : 281-346.

ELEY, S. et SHELTON, P., 1976. — Cell junctions in the developing compound eye of the desert locust *Schistocerca gregaria*. *J. Embryol. exp. Morph.*, 36 : 409-423.

FAGE, L., 1931. — Araneae. Cinquième série, précédée d'un essai sur l'évolution souterraine et son déterminisme. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 71 : 99-291.

FINGERMAN, M., 1952. — The role of the eye pigments of *Drosophila melanogaster* in photic orientation. *J. Exp. Zool.*, 120 : 131-164.

FLEISSNER, G., 1972. — Circadian sensitivity changes in the median eyes of the North African scorpion, *Androctonus australis*. *In* : Information processing in the visual systems of Arthropods, pp. 133-139 ; R. Wehner Ed., Springer-Verlag, Berlin.

—, 1974. — Circadiane Adaptation und Schirmpigmentverlagerung in den Sehzellen der Medianaugen von *Androctonus australis* L. *J. Comp. Physiol.*, 91 : 399-416.

FLEISSNER, G. et SCHLIWA, M., 1977. — Neurosecretory fibres in the median eyes of the scorpion *Androctonus australis* L. *Cell. Tiss. Res.*, 178 : 189-198.

FUGE, H., 1967. — Die Pigmentbildung im Auge von *Drosophila melanogaster* und ihre beeinflussungdurch den White Locus. *Z. Zellforsch.*, 83 : 468-507.

FYG, W., 1961. — Uber die kristallkegel Indencomplex augen der Honigbiene (*Apis mellifica*). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, 33 : 185-194.

GAS-BABY, N., 1966. — Contribution à l'étude des voies nerveuses optiques et du cerveau dans l'espèce *Niphargus longicaudatus* Schiödte. *Ann. Spéléol.*, 21 : 655-667.

GOTZ, K. G., 1964. — Optomotorische Untersuchung des visuellen Systems einiger Augenmutanten der Fruchtfliege *Drosophila*. *Kybernetik*, 2 : 77-92.

GRAY, E., 1970. — The question of relationship between golgi vesicles and synaptic vesicles in *Octopus* neurons. *J. Cell. Sci.*, 7 : 189-201.

GRUNDLER, O., 1973. — Morphologische Untersuchungen am Bienenauge nach Bestrahlung mit licht verschiedener Wellenlängen. *Cytobiol.*, 7 : 105-110.

HADZI, J., 1942. — Raziskovanja o Ishiropsalih (Opiliones). *Razprave Mat. Akad. Ljubljana*, 2 : 5-114.

—, 1954. — Weitere Untersuchungen über die Ischyropsaliden. *Razprave Acad. Sci. Slov.*, 4 : 141-196.

HALL, M., BASTNGERS, S. et BOK, D., 1973. — Studies on the assembly of rod outer segment disc membranes. *In* : Biochemistry and Physiology of visual pigments, pp. 319-326. Ed. H. Langer, Springer-Verlag, Berlin.

HANSER, G., 1948. — Uber die Histogenese der Augenpigmentgranula bei Verschiedenenrassen von *Ephestia kühniella* und *Ptychopoda seriata*. *Z. Vererblehre.*, 82 : 74-97.

—, 1959. — Genphysiologische Untersuchungen an der W-Mutante von *Calliphora erythrocephala*. *Z. Naturf.*, 14b : 194-201.

HANSTROM, B., 1919. — Zur kenntnis des centralen Nervensystems der Arachnoiden und Pantopoden. Thèse doct. Sc., Stockolm.

—, 1923. — Further notes on the central nervous system of Arachnids : Scorpions, Phalangids and Trapdoor spiders. *J. Comp. Neur.*, 35 : 249-274.

HOLMGREN, N., 1916. — Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten, Onychophoren, Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden und Insecten. *Kungl. Svenska Vet. Akad. Handl.*, 56 : 1-303.

Source : MNHN, Paris

HOMANN, H., 1971. — Die Augen der Araneae. Anatomie, Ontogenie, und Bedeutung für die Systematik (Arachnida). *Z. Morph. Tiere*, 69 : 201-272.

HOME, E., 1972. — Centrioles and associated structures in the retinula cells of Insect eyes. *Tissue and Cell*, 4 : 227-234.

—, 1975. — Ultrastructural studies of development and light dark adaptation of the eye of *Coccinella septempunctata* L. with particular reference to ciliary structures. *Tissue and Cell*, 7 : 703-722.

HORRIDGE, G. et BARNARD, P., 1965. — Movement of palisada in Locust retinula cells when illuminated. *Quart. J. Microsc. Sci.*, 106 : 131-135.

HORRIDGE, G., 1969. — The eye of the firefly *Photuris*. *Proc. R. Soc. B.*, 171 : 445-463.

JEANNEL, R., 1943. — Les fossiles vivants des cavernes. Gallimard, Paris.

—, 1950. — La marche de l'évolution. *Publ. Mus. Natn. Hist. nat., Paris*, 15 : 5-167.

—, 1965. — La genèse du peuplement des milieux souterrains. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, 2 : 1-22.

JEZEQUEL, A., 1959. — Dégénérescence myélinique des Mitochondries du foie humain dans un épithelioma du Cholédoque et un ictère viral. *J. Ultrastruct. Res.*, 3 : 210-215.

JOHANSEN, O., 1924. — Eye structure in normal and eye mutant *Drosophila*. *J. Morph.*, 39 : 337-349.

JUBERTHIE, C., 1961. — Données sur la biologie des *Ischyropsalis*. *Ann. Spéléol.*, 16 : 381-395.

—, 1963. — Sur *Ischyropsalis strandi* K. des grottes du Montebaldo et des Monti Lessini. (Prov. Vérone, Italie). *Ann. Spéléol.*, 18 : 325-331.

—, 1964. — Recherches sur la biologie des Opilions. Thèse Fac. Sc. Toulouse.

JUBERTHIE, C. et MUÑOZ-CUEVAS, A., 1973 a. — Présence de centriole dans la cellule visuelle de l'embryon d'*Ischyropsalis luteipes* (Arachnides, Opilions). *C. R. Acad. Sc., Paris*, 276 : 2537-2539.

JUBERTHIE, C., 1974. — Ponte, durée de développement embryonnaire et biogéographie de l'Opilion troglobie, *Ischyropsalis strandi* K. *Ann. Spéléol.*, 29 : 3-25.

KABUTA, H., TOMINGA, Y. et KUBAWARA, M., 1968. — The rhabdomeric microvilli of several arthropod compound eyes kept in darkness. *Z. Zellforsch.*, 85 : 78-88.

KALMUS H., 1943. — The optomotor responses of some eye mutants in *Drosophila*. *J. Genet*, 45 : 206-213.

KIM, C., 1964. — Formation and histochemical analysis of the crystalline cone of compound eye in *Pieris rapae*. *Korean J. Zool.*, 12 : 89-94.

KIRSCHFELD, K. et FRANCESCHINI, N., 1969. — Ein Mechanismus zur Steuerung des Lichtflusses in den Rhabdomeren des Komplexauges von *Musca*. *Kybernetic*, 6 : 13-21.

KOLB, G. et AUTRUM, H., 1974. — Selektive Adaptation und Pigmenwanderung in den Sehzellen des Bienenauges. *J. Comp. Physiol.*, 94 : 1-6.

KOPEC, S., 1922. — Mutual relationship in the development of the brain and eyes of *Lepidoptera*. *J. Exp. Zool.*, 36 : 459-465.

KOSSWIG, C. et KOSSWIG, L., 1936. — Uber Augenrückund Mibbildungen bei *Asellus aquaticus cavernicolus*. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.*, 38 : 274-281.

—, 1940. — Die Variabilität bei *Asellus aquaticus*, unter besonderer berücksichtigung der Variabilität in Isolierten unter und oberirdischen Populationen. *Rev. Fac. Sc. Univ. Istambul*, 5 : 78-132.

KOSSWIG, C., 1960. — Darwin und die degenerative evolution. *Abhandl. Verh. Naturw. Verein., Hamburg*, 4 : 21-42.

—, 1962. — Uber präadaptive mechanismen in der Evolution von Gesichtspunkt der Genetik. *Zool. Anz.*, 169 : 4-14.

—, 1963. — Genetische analyse Konstructiver und degenerativer Evolutions prozesse. *Z. Zool. Syst. Evol.*, 1 : 205-239.

—, 1965. — Génétique et évolution régressive. *Rev. Quest. Sci.*, 26 : 227-257.

—, 1976. — Génétique et évolution régressive. *Coll. Int. CNRS, Toulouse*, n° 266 : 1-10.

KRAFKA, J., 1924. — Development of the compounf eye of *Drosophila melanogaster* and its bar-eyed mutant. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole*, 47 : 143-146.

KUHN, A., 1960. — Uber den Ausfärbungsverlauf der Imaginalaugen von *Ephestia* genotypen in der Puppe. *Biol. Zbl.*, 79 : 385-392.

Source : MNHN, Paris

KUHN, A. 1963. — Die Zeitliche folge der Bildung der Ommochrome in den Imaginalaugen von *Ephestia* und *Ptychopoda*. *Z. Naturf*, 18 b : 252-254.

LANGER, H., 1967. — Uber die Pigmentgranula in Facettenauge von *Calliphora erythrocephala*. *Z. Vergl. Physiol.*, 55 : 354-377.

LANGER, H. et STRUWE, G., 1972. — Spectral absorption by screening pigment granules in the compound eye of butterflies (*Heliconius*). *J. Comp. Physiol.*, 79 : 203-212.

LINZEN, B., 1967. — Zur Biochemie der Ommochrome. *Naturwiss.*, 54 : 259-267.

—,1974. — The tryptophan ommochrome pathway in insects. *Adv. insect Physiol.*, 10 : 117-246.

LOCY, W., 1886. — Observations on the development of *Agelena noevia*. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 12 : 63-103.

MACHAN, L., 1966. — Studies on structure, electroretinogram and spectral sensitivity of the lateral and median eyes of the scorpion. These doct. Univ. Wisconsin.

MAGNI, F. et STRATA, P., 1965. — Electroretinographic responses from the eyes of the wolf-spider *Lycosa tarentula* R. *Arch. Ital. Biol.*, 103 : 694-704.

MARTENS, J., 1965. — Verbreitung und Biologie des Schneckenkankers *Ischyropsalis hellwigi*. *Natur. u. Museum*, 95 : 143-149.

—, 1967. — Bedeutung einer Chelicerendruse bei Weberknechten (Opiliones). *Naturwissenschaften*, 54 : 346-

—, 1969 a. — Die Abgrenzung von Biospezies auf Biologisch-Ethologischer und morphologischer Grundlage am Beispiel der Gattung *Ischyropsalis* K. (Opiliones). *Zool. Jb. Syst.*, 96 : 133-264.

—, 1969 b. — Die Sekretdeibietung während des Paarungsverhaltens von *Ischyropsalis* C. L. Koch (Opiliones). *Zeits Tierpsychol.*, 26 (5) : 513-523.

—, 1974. — Comm. pers.

—, 1977. — Comm. pers.

MATSUSAKA, T., 1974. — Membrane particules of the connecting cilium. *J. Ultrastruct. Res.*, 48. : 305-312.

—, 1976. — Cytoplasmic fibrils of the connecting cilium. *J. Ultrastruct. Res.*, 54 : 318-324.

MELAMED, J. et TRUJILLO-CENOZ, O., 1966. — The fine structure of the visual system of *Lycosa* (Araneae). *Z. Zellforsch.*, 74 : 12-31.

MERKER, E., 1926. — Licht und Atmung. *Zool. Anz. Supp.*, 2 : 129-131.

MENZEL, R. et LANGE, G., 1971. — Anderungen der Feinstruktur im Komplexauge von *Formica polyctena* bei Helladaptation. *Z. Naturforsch.*, 26 : 357-359.

—, 1972. — The fine structure of the compound eye of *Formica polyctena*. Functional morphology of a hymenopterean eye. *In* : Inf. Process. Vis. Syst. Arthropods. Ed. Wehner, pp. 37-49, Springer Berlin.

MENZEL, R. et KNAUT, R., 1973. — Pigment movement during ligth and chromatic adaptation in the retinula cells of *Formica polyctena* (Hymenoptera). *J. Comp. Physiol.*, 86 : 125-138.

MEYER-ROCHOW, V., 1972. — The eyes of *Creophilus erythrocephalus* and *Sartallus signatus* (Coleoptera). *Z. Zellforsch.*, 133 : 59-86.

MOUZE, M., 1974. — Interactions de l'œil et du lobe optique au cours de la croissance pst-embryonnaire des Insectes Odonates. *J. embryol. exp. morph.*, 31 : 377-407.

MUÑOZ-CUEVAS, A., 1969. — Contribution à la connaissance de la biologie des Opilions Gonyleptidae (Arachnida). Thèse Doctorat 3e cycle, Fac. Sc. Paris.

—, 1970. — Étude du développement embryonnaire de *Pachylus quinamavidensis* (Arachnides, Opilions). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 : 1238-1250.

—,1973 a. — Premiers stades de la différenciation du rhabdome chez l'embryon d'*Ischyropsalis luteipes* et remarques sur la théorie de Eakin. *C. R. 2e Coll. Arachn. Langue Fr., Montpellier*, p. 79.

—, 1973 b. — Sur la présence d'un centriole aux premiers stades de la différenciation du rhabdome chez l'embryon d'*Ischyropsalis luteipes* (Opilion, Arachnida). *J. Microscopie*, 17 : 81.

—, 1973 c. — Embryogenèse, organogenèse et rôle des organes ventraux et neuraux de *Pachylus quinamavidensis* (Arachnides, Opilions). Comparaison avec les Annélides et d'autres Arthropodes. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., n° 196, Zool., 128 : 1517-1538.

—, 1974. — Ultrastructure de la vésicule optique embryonnaire chez les Opilions (Arachnida). *J. Microscopie*, 20 : 72.

Source : MNHN, Paris

MUÑOZ-CUEVAS, A., 1975 a. — Modèle ciliaire de développement du photorécepteur chez l'Opilion *Ischyropsalis luteipes* (Arachnida). *C. R. Acad. Sc., Paris*, 280 : 725-727.

—, 1975 b. — *Phalangozea bordoni*, nuevo genero y especie de Opiliones cavernicolas de Venezuela de la familia Phalangodidae (Arachnida). *Bol. Soc. Venz. Espeleol.*, 6 : 87-94.

—, 1975 c. — Aspects ultrastructuraux de la différenciation et de l'organisation de la rétine chez les Opilions (Arachnida). *Proc. 6th. Int. Arachn. Congr. Amsterdam*. pp. 129-132.

—, 1976 a. — Formation des corps multivésiculaires au cours de développement du photorécepteur chez l'Opilion *Ischyropsalis luteipes* (Arachnida), *J. Microsc. Biol. Cell.*, 26 : 20A.

—, 1976 b. — Induction et modèle ciliaire du développement du photorécepteur chez un Opilion (Arachnida). *C. R. Congr. Centen. Soc. Zool. Fr., Paris, Bull. Soc. Zool. Fr.*, 101 : 989.

—, 1976 c. — Structure oculaire de l'Opilion cavernicole *Ischyropsalis strandi* K. (Arachnida). *Ann. Spéléol.*, 31 : 203-211.

—, 1976 d. — Structures dégératives de l'œil chez l'Opilion cavernicole *Ischyropsalis strandi. C. R. 3e coll. Arachn. Langue Fr., Les Eyzies*, pp. 106-108.

—, 1978. — Différenciation cellulaire du système dioptrique chez les Opilions (Arachnida). *7th Int. Arachn. Congr. Exeter. Symp. Zool. Soc. Lond.*, 42 : 399-405.

MUTH, F., 1967. — Quantitative Untersuchungen zum Pigmentierungsgeschehen in den Augen der Mehlmotte *Ephestia kühniella*. I. Grundlagen. *Wilhelm Roux Arch.*, 159 : 379-411.

—, 1968. — Quantitative Untersuchungen zum Pigmentierungsgeschehen in den Augen der Mehlmotte *Ephestia kühniella*. II. Die Pigmentbildung im a-stamm nach injektion kleiner mengen. von 3-Hydroxykynurenin. *Wilhelm Roux Arch.*, 161 : 336-350.

—, 1969. — Quantitative Untersuchungen zum pigmentierungsgeschehen in den Augen der Mehlmotte *Ephestia kühniella*. III. Die Pigmenbildung im a-stamm nach injektion hoher dosen von kynurenin und der Versuch einer Deutung. *Wilhelm Roux Arch.*, 162 : 56-77.

NEESE, V., 1968. — Zur optischen Orientierung der Augenmutante « Chartreuse » von *Apis mellifica* L. *Z. Vergl. Physiol.*, 60 : 41-62.

NEVILLE, A., 1975. — Biologie of the Arthropod cuticle. Springer-Verlag., Ed. Berlin.

NILSSON, S., 1964. — Receptor cell outer segment development and ultrastructure of the disk membranes in the retina of the tadpole (*Rana pipiens*). *J. Ultrastruct. Res.*, 11 : 581-620.

NOIROT-TIMOTHÉE, C. et NOIROT, C., 1973. — Jonctions et contacts intercellulaires chez les Insectes. I. Les jonctions septées. *J. Microscopie.*, 17 : 169-184.

O'BRIEN, P., MUELLENBERG, J. et JONG, J., 1972. — Incorporation of leucine into rhodopsin in isolated bovine retina. *Biochemistry*, 11 : 64-70.

PACKARD, A., 1886. — The cave fauna of North America with remarks on the anatomy of the brain and origin of the blind species. *Mem Nat. Acad. Sci. (U.S.A.)*, 4 : 1-156.

—, 1894. — On the origin of the subterranean fauna of North America. *Amer. Nat.*, 28 : 727-751.

PARZEFALL, J., 1970. — Morphologische Untersuchungen an einer Höhlenform von *Mollienesia sphenops* (Poeciliidae). *Z. Morph. Tiere.*, 68 : 323-342.

—, 1973. — Modifications du comportement de *Poecilia sphenops* consécutives à son passage à la vie cavernicole. *Ann. Spéléol.*, 28 : 283-290.

—, 1974. — Rückbildung aggressiver verhaltensweisen bei einer Höhlenform von *Poecilia sphenops* (Peociliidae). *Z. Tierpsychol.*, 35 : 66-84.

PATTEN, W., 1887. — Studies on the eyes of Arthropodes. *J. Morph.*, 1 : 193-226.

PERRELET, A. et BAUMANN, F., 1969. — Evidence for extracellular space in the rhabdoma of the honey bee drone eye. *J. Cell. Biol.*, 40 : 825-830.

PERRELET. A., 1970. — The fine structure of the retina of the honey bee drone : an electron microscopical study *Z. Zellforsch.*, 108 : 530-562.

PERRY, M., 1968. — Further studies on the development of the eye of *Drosophila melanogaster*. I. The Ommatidia. *J. Morphol.*, 124 : 227-248.

—, 1968. — Further studies on the development of the eye of *Drosophila melanogaster*. II. The interommatidial bristles. *J. Morphol.*, 124 : 249-261.

Source : MNHN, Paris

PETERS, N. et PETERS, G., 1966. — Das Auge zweier Höhlenformen von *Astyanax mexicanus* P. (Characinidae). *Roux Arch. Entm. Mech.*, 157 : 393-414.

—, 1968. — Zur genetischen Interpretation morphologischer gesetzmässigkeiten der degenerativen Evolution. *Z. Morph. Tiere.*, 62 : 211-244.

—, 1973 a. — Problèmes génétiques de l'évolution régressive des cavernicoles. *Ann. Spéléol.*, 28 : 301-313.

PETERS, N., PETERS, G., PARZEFALL, J. et WILKENS H., 1973 b. — Ueber degenerative und Konstruktive merkmale bei einer phylogenetisch jungen Höhlenform von *Poecilia sphenops* (Poeciliidae). *Int. Rev. Hydrobiol.*, 58 : 417-436.

PFEIFFER, W., 1966. — Uber die Vererbung der Schreckreaktion bein *Astyanax* (Characidae). *Z. Vererbungsl.*, 98 : 97-105.

PFLUGFELDER, O., 1958. — Entwicklungs Physiologie der Insekten. Leipzig Akad. Verlagsgesellschaft. Geest und Portig.

POWER, M., 1943. — The effect of reduction in numbers of Ommatidia upon the brain of *Drosophila melanogaster*. *J. exp. Zool.*, 94 : 33-71.

PURCELL, F., 1892. — Uber den Baud und die Entwicklung der Phalangidenaugen. *Zool. Anz.*, 15 : 461-465.

—, 1894. — Uber den Bau der Phalangidenaugen. *Z. Wiss. Zool.*, 58 : 1-53.

RACOVITZA E., 1907. — Essai sur les problèmes biospéléologiques. *Arch. Zool. Exp. et Gen.*, 36 : 371-488.

RICHARDS, M. et FURROW, E., 1925. — The eye and optictract in normal and " eyeless " *Drosophila*. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole*, 48 : 243-258.

ROHLICH, P. et TORO, I., 1965. — Fine structure of the compound eye of Daphnia in normal, dark and strongly light adapted states. *In* : The structure of the eye II Symp. J. Rohen Ed. Stuttgart Schattauer — Verlag., pp. 175-186.

ROUILLER, C., 1960. — Physiological and pathological changes in mitochondrial morphology. *Int. Rev. Cytol.*, 9 : 227-292.

SADOGLU, P., 1955. — A medelian gene for albinism in natural cave fish. *Experentia*, 13 : 394-395.

—, 1956. — A preliminary report on the genetics of the Mexican cave characins. *Copeia*, 2 : 113-114.

—, 1957. — Mendelian inheritance in the hybrids between the Mexican blind cave fishes and their overground ancestor. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Graz.*, 21 : 432-439.

—, 1967. — The selective value of eye and pigment loss in Mexican cave fish. *Evolution*, 21 : 541-549.

—, 1969. — Variation in eye degeneration and pigment in some parasitic Isopods during their life cycle. *Publ St. Zool. Napoli*, 37 : 173- 209.

SAINT-REMY, G., 1890. — Contribution à l'étuée du cerveau chez les Arthropodes Trachéates. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 2e sér., 5 : 1-276.

SATIR, P. et GILULA, N., 1973. — The fine structure of membranes and intercellular communication in Insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 18 : 143-166.

SCHEMMEL, C., 1967. — Vergleichende Untersuchungen an den Hautsinnesorganen oberund unterirdisch Lebender *Astyanax*-formen. *Z. Morph. Tiere*, 61 : 255-316.

—, 1975. — Ist die cavernicole Micos-population von *Astyanax mexicanus* Hybryden Ursprungs ? *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.*, 71 : 193-201.

SCHLAGEL, S. et BREDER, C., 1947. — A study of the oxygen consumption of blind and eyed cave characins in ligth and in darkness. *Zooligica*, 32 : 17-27.

SCHEURING, L., 1914. — Die Augen der Arachnoideen. *Zool. Jb. Abt. Anat. Ontog.*, 37 : 369-464.

SCHIMKEWITSCH, W., 1906. — Uber die Entwicklung von *Telyphonus caudatus* L. *Z. Wiss. Zool.*, 81 : 1-95.

SCHIMKEWITSCH L., et SCHIMKEWITSCH, W., 1911. — Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Tetrapneumones. *Bull. Acad. Sci. St. Pétersbourg*, 5 : 8-10.

SCHOELLER, J., 1964. — Recherches descriptives et expérimentales sur la céphalogenèse de *Calliphora erythrocephala* au cours des développements embryonnaire et post-embryonnaire. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 103 : 1-216.

SÉLTGY, V., 1969. — Biochemical aspects of pigment variation in the spider *Enoplognatha ovata* C. *Canad. J. Zool.*, 47 : 1103-1105.

—, 1972. — Ommochrome pigments of spiders. *Comp. Biochem. Physiol.*, 42 A : 699-709.

Source : MNHN, Paris

SHAW, S., 1969. — Interreceptor coupling in Ommatidia of drone honey bee and locust compound eye. *Vis. Res.*, 9 : 999-1029.

SHOUP, J., 1966. — The development of pigment granules in the eyes of wild type and mutant *Drosophila melanogaster*. *J. Cell. Biol.*, 29 : 223-249.

SLIFER, E., 1961. — The fine structure of Insect sense organs. *Int. Rev. Cytol.*, 11 : 125-159.

SPARROW, A. et RUBIN, B., 1951. — Effects of radiation on biological systems. *U.S. Atom. Ener. Comm. Bnl.*, 97 : 1-53.

STEIN J., 1954. — Veränderungen am Histologischen bau der Sehzentren von Libellenlarven nach Blendung. *Osterr. Zool.*, 5 : 161-171.

STRAUSS, E., 1909. — Das Gammaridenauge. Studien über Ausgebildete und Rückgebildete Gammaridenaugen. *Wiss. Ergebn. Deutsch. Tifsee. Exped.*, 20 : 1-84.

SUCH, J., 1969 a. — Sur la présence de structures évoquant des ébauches ciliaires abortives dans les cellules rétiniennes du jeune embryon de *Carausius morosus* Br. *C. R. Acad. Sci., Paris*. 268 : 948-949.

—, 1969 b. — Contribution à l'étude histochimique et infrastructurale du cristallin dans l'Ommatidie du phasme *Carausius morosus* Br. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 268 : 1892-1984.

—, 1975. — Recherches descriptives et expérimentales sur la morphogenèse embryonnaire de l'œil composé du phasme *Carausius morosus* Br. Mise en place et différenciation ultrastructurale des éléments cellulaires constituant l'ommatidie. Thèse doct. Sc. Univ. Bordeaux I.

THURM, U., 1965. — An Insect mechanoreceptor. Part I : Fine structure and adequate stimulus. *Cold Spring Harb. Symp. Quant Biol.*, 30 : 75-82.

TRUJILLO-CENOZ, O. et MELAMED, J., 1964. — Synapses in the visual system of Lycosa. *Z. Naturwiss.*, 19, 470/71, 1-3.

TRUJILLO-CENOZ, O., 1965. — Some aspects of the structural organization of the Arthropod eye. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.*, 30 : 371-382.

TRUJILLO-CENOZ, O. et MELAMED, J., 1967. — The fine structure of the visual system of Lycosa (Araneae). Part II. Primary visual centers. *Z. Zellforsch.*, 76 : 377-388.

—, 1973. — The development of the retina-lamina complex in Muscoid flies. *J. Ultrastruct. Res.*, 42 : 544-581.

TURQUIN, M., 1969. — Le développement du système nerveux de *Niphargus virei* (Crustacé). *Bull Soc. Zool. France*, 94 : 649-656.

VANDEL, A., 1964. — Biospéologie. Gauthier-Villars, Paris.

VINNIKOV, J., 1965. — Principles of structural, chemical and functional organization of sensory receptors. *Cold. Spring Harb. Symp. Quant. Biol.*, 30 : 293-299.

WADDINGTON, C. et PERRY, M., 1960. — The ultrastructure of the developping eye of *Drosophila*. *Proc. Roy. Soc. B.*, 153 : 155-178.

WADDINGTON, C., 1962. — Specificity of ultrastructure and its genetic control. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 60 : 93-105.

WADDINGTON, C. et PERRY, M., 1963. — Inter-retinular fibres in the eyes of *Drosophila*. *J. Insect. Physiol.*, 9 : 475-478.

WADDINGTON, C., 1968. — The basic ideas of biologie. *In* : Towards a theoretical Biology, 1. Prolegomana, pp. 1-41. Waddington C., Ed., Edimburgh Univ. Press.

—, 1970. — Concepts and theories of growth, development, differentiation, and morphogenesis. *In* : Towards a theoretical biology, 3, Drafts, pp. 177-197. Wadd. C., Ed., Edimburgh Univ. Press.

WACHMANN, E., RICHTERS, S. et SCHRICKER, B., 1973. — Feinstrukturen im Komplexauge der Blattschneiderbiene *Megachile rotundata* F. (Hymenoptera). *Z. Morph. Tiere*, 76 : 109-128.

WACHMANN, E. et HENNIG, A., 1974. — Centriolen in der Entwicklung der Retinulazellen von *Megachile rotundata* F. (Hymenoptera). *Z. Morph. Tiere*, 77 : 337-344.

WEIS-FOGH, T., 1970. — Structure and formation of insect cuticle. *Symp. R. Ent. Soc. London*, 5 : 165-185.

WHITE, R., 1961. — Analysis of the development of the compound eye in the mosquito *Aedes aegypti*. *J. exp. Zool.*, 148 : 223-239.

—, 1963. — Evidence for the existence of a differentiation center in the developing eye of the mosquito. *J. Exp. Zool.*, 152 : 139-147.

Source : MNHN, Paris

WHITE, R., 1967. — The effects of light and light deprivation upon the ultrastructure of the larval mosquito eye. II. The rhabdome. *J. Exp. Zool.*, 166 : 405-426.

WHITE R. et SUNDEEN, C., 1967. — The effect of light and light deprivation upon the ultrastructure of the larval mosquito eye. I. Polyribosomes and endoplasmic reticulum. *J. Exp. Zool.*, 164 : 461-478.

WHITE, R., 1968. — The effects of light deprivation upon the ultrastructure of the larval mosquito eye. III. Multivesicular bodies and protein uptake. *J. Exp. Zool.*, 169 : 261-277.

WITKENS, H., 1970. — Beiträge Degeneration des Auges bei cavernicolen Untersuchungen an mexikanischen Höflenfischen. *Z. Zool. Syst. Evol.*, 8 : 1-47.

—, 1970. — Beiträge zur Degeneration des Melaninpigmentes bei cavernicolen Sippen des *Astyanax mexicanus*. *Z. Zool. Syst. Evol.*, 8 : 173-199.

—, 1971. — Genetic Interpretation of regressive evolutionary processes : Studies on hybrid eyes of two Astyanax cave populations. *Evolution*, 25 : 530-544.

—, 1973. — Ancienneté phylogénique et degres de réduction chez les animaux cavernicoles. *Ann. Spéléol.*, 28 : 327-330.

WOHLFARTH-BOTTERMANN, K., 1958. — Feinstrukturveränderungen des Cytoplasmas und der Mitochondrien von *Paramecium* nach einwirkung letalen Temperaturen und Röntgendosen. *Protoplasma*, 1 : 82-92.

WOLKEN, J. et FLORIDA, R., 1969. — The eye structure and optical system of the Crustacean copepod, *Copilia*. *J. Cell. Biol.*, 40 : 279-285.

WOLSKY, A., 1956. — The analysis of eye development in Insects. *Trans. N.Y. Acad. Sci.*, 18 : 592-596.

YOUNG, R., 1967. — The renewal of photoreceptor cell outer segments. *J. Cell. Biol.*, 33 : 61-72.

YOUNG, R. et DROZ, B., 1968. — The renewal of protein in retinal rods and cones. *J. Cell. Biol.*, 39 : 169-184.

YOUNG R., 1968. — Passage of newly formed protein through the connecting cilium of retinal rods in the frog. *J. Ultrastruct. Res.*, 23 : 462-473.

ZIEGLER, I. et JAENICKE, L., 1959. — Zur Wirkungsweise des White-Allels bei *Drosophila melanogaster*. *Z. Vererblehre*, 90 : 53-61.

ZIEGLER, I, et HARMSEN, R., 1969. — The biology of Pteridines in Insects. *Adv. Insect. Physiol.*, 6 : 139-203.

L'enquête bibliographique a été arrêtée le 15 mai 1977.

distribué le 15 mai 1981

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

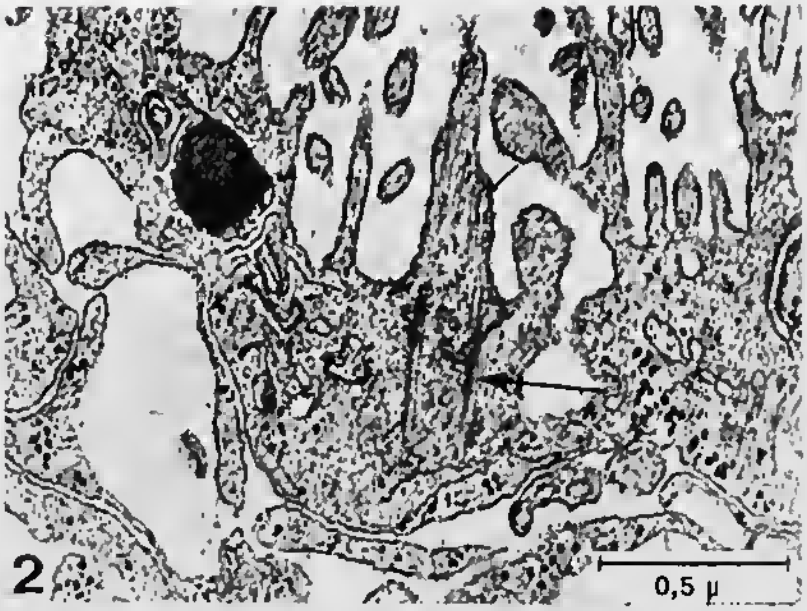
Induction ciliaire chez *Ischyropsalis luteipes*.

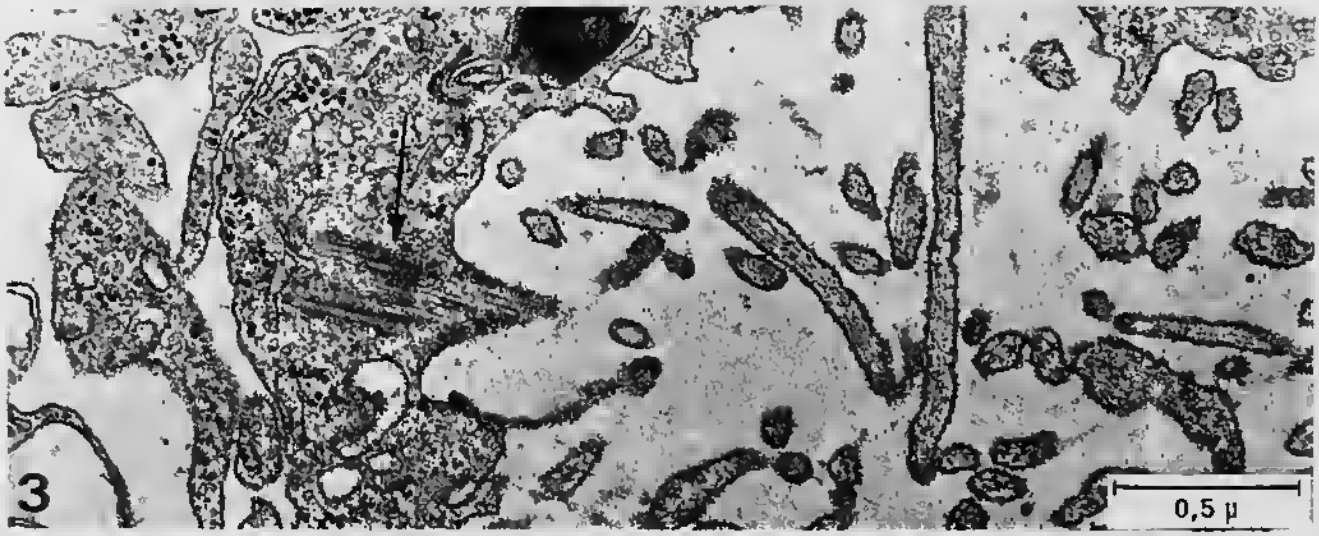
FIG. 1. — Diplosome à la base d'une microvillosité de large diamètre ; le centriole distal envoie des microtubules dans cette microvillosité. (× 49.500).

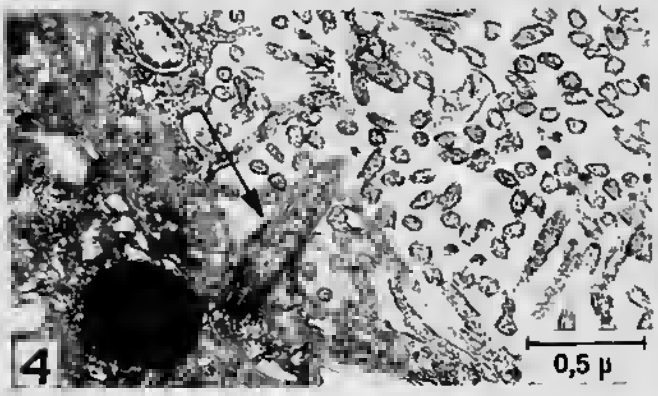
FIG. 2 et 3. — Deux coupes sériées montrant un centriole coupé longitudinalement, en relation avec une microvillosité de large diamètre par des microtubules ciliaires. (× 49.500).

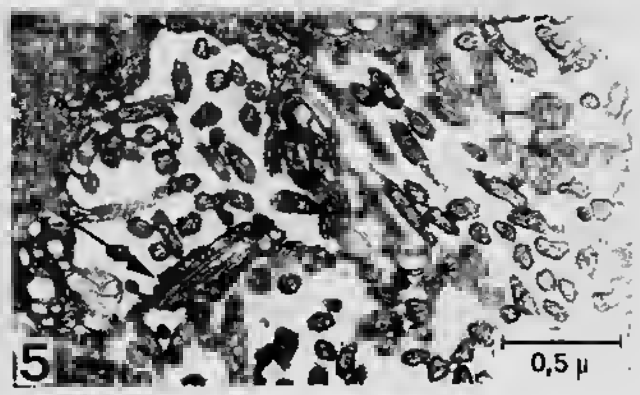
FIG. 4 et 5. — Deux coupes sériées montrant un centriole à la base d'une microvillosité de large diamètre se projetant dans la cavité embryonnaire du rhabdome ; noter les microtubules. (× 32.400).

Source : MNHN, Paris









BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PANCHE II

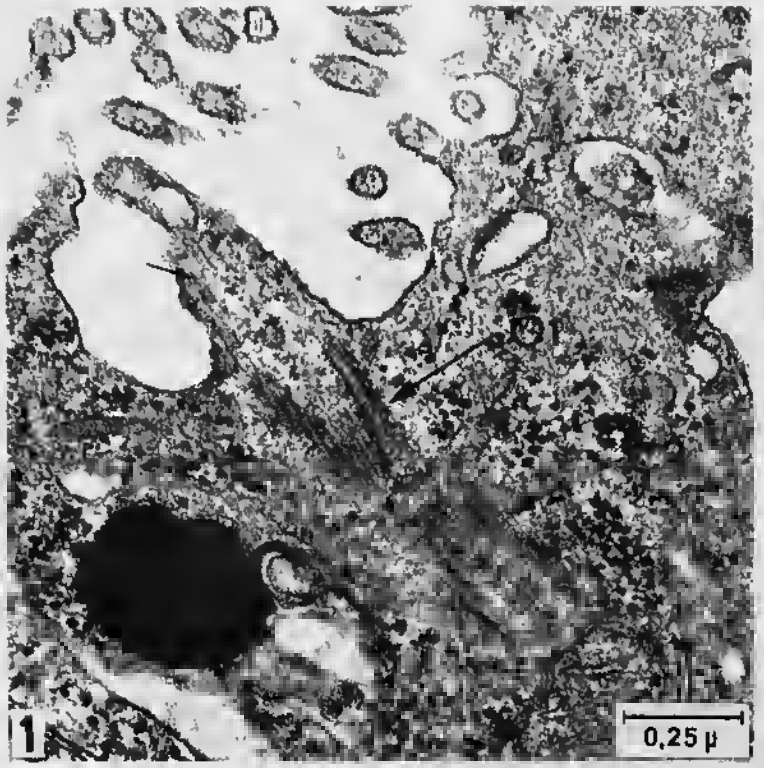
Induction ciliaire chez *Ischyropsalis luteipes*.

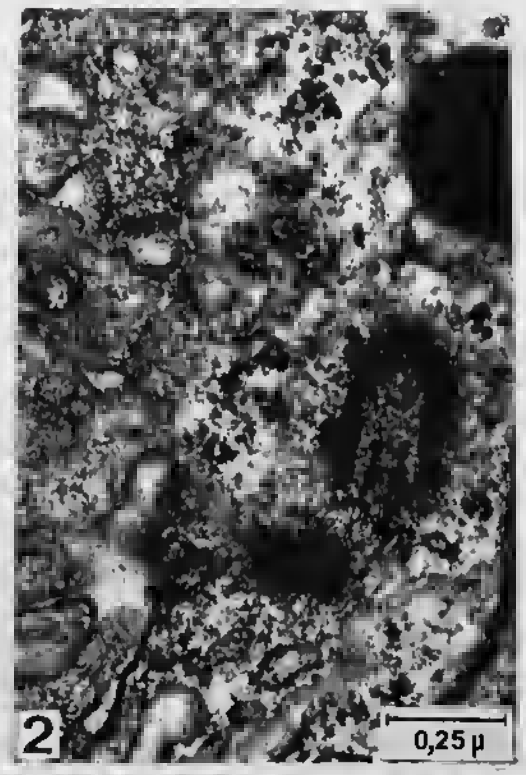
FIG. 1. — Diplosome à la base d'une microvillosité de large diamètre, C1 et C2, noter les microtubules. (× 63.000).

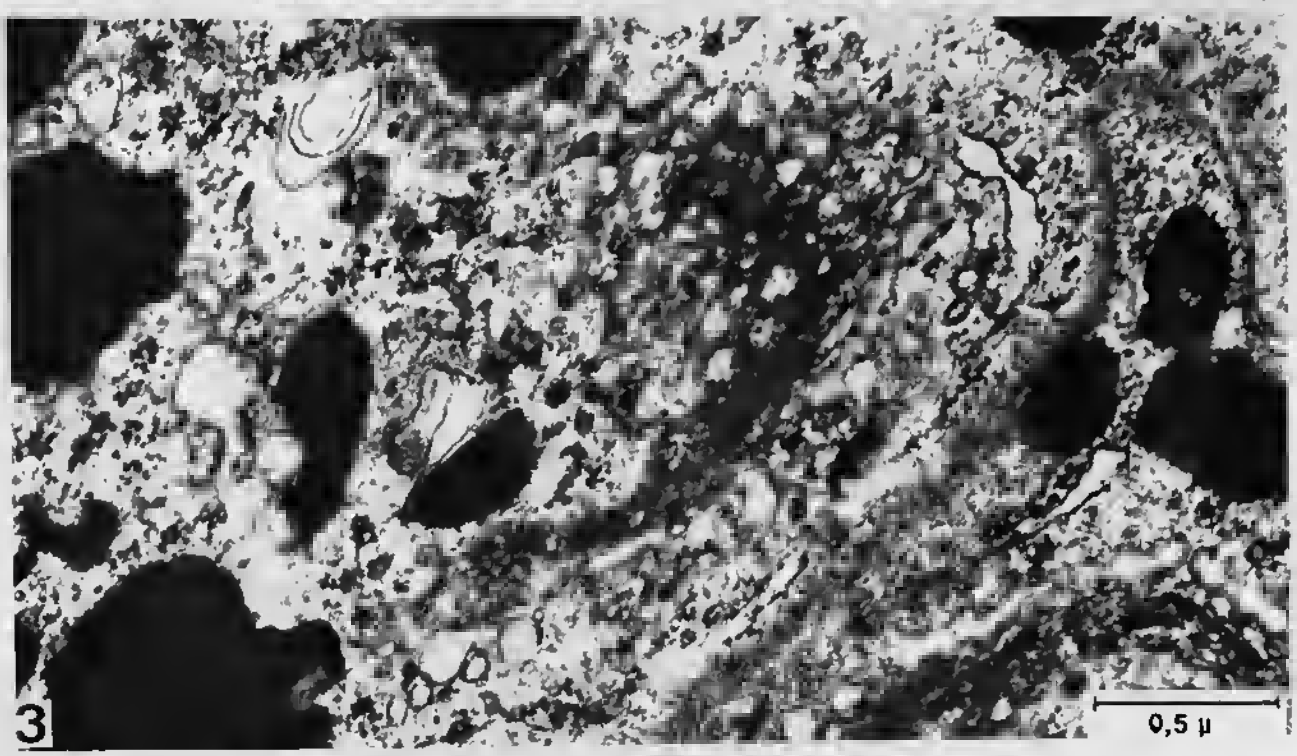
FIG. 2. — Bords du rhabdome (stade V_3) chez *Ischyropsalis luteipes*. Noter la présence du diplosome. (× 63.000).

FIG. 3. — Différenciation du pigment chez *Ischyropsalis luteipes*. Début du stade larvaire (L_1). Grains de type II. (× 49.500).

Source : MNHN, Paris







Source : MNHN, Paris

PLANCHE III

Pinocytose de la membrane du rhabdome chez *Ischyropsalis luteipes*.

FIG. 1, 2 et 3. — Rhabdome embryonnaire, stade V_3. Les flèches indiquent quelques microvesicules en train de se détacher de la membrane. (× 32.400 ; × 43.500 ; × 63.000).

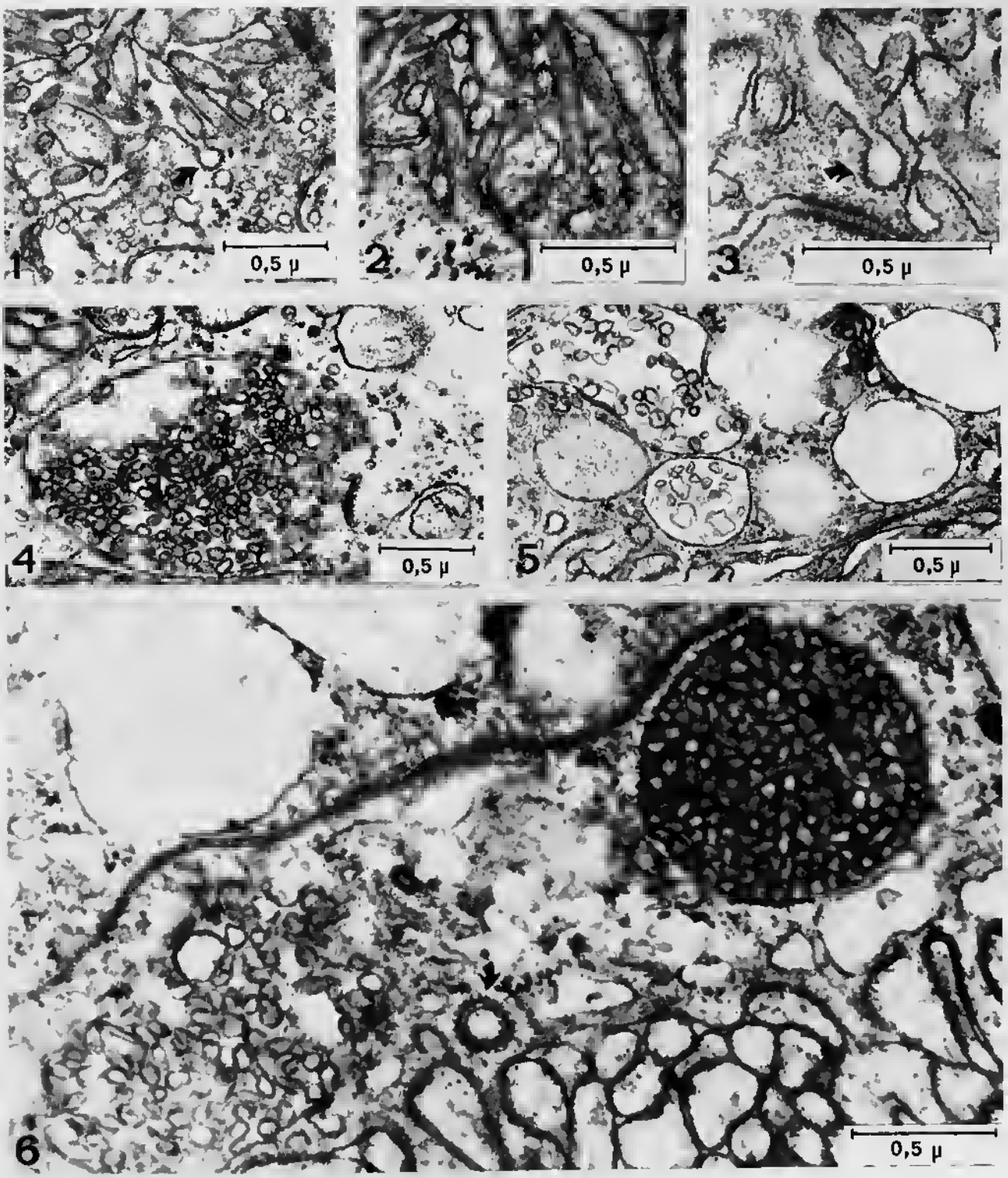
FIG. 4 et 5. — Pinocytose et formation des corps multivesiculaires. Rhabdome au cours de la phase d'organogenèse larvaire. Chez *Ischyropsalis luteipes*.

FIG. 4. — Accumulation de microvésicules lisses et formation d'un corps multivésiculaire au bord du rhabdome. (× 32.400).

FIG. 5. — Formation des corps multivésiculaires au bord du rhabdome. (× 32.400).

FIG. 6. — Bord du rhabdome chez la larve d'*Ischyropsalis luteipes*. Corps multivésiculaires et un amas de microvésicules. La flèche indique une vésicule hérissée libérée de la membrane. (× 49.500).

• Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

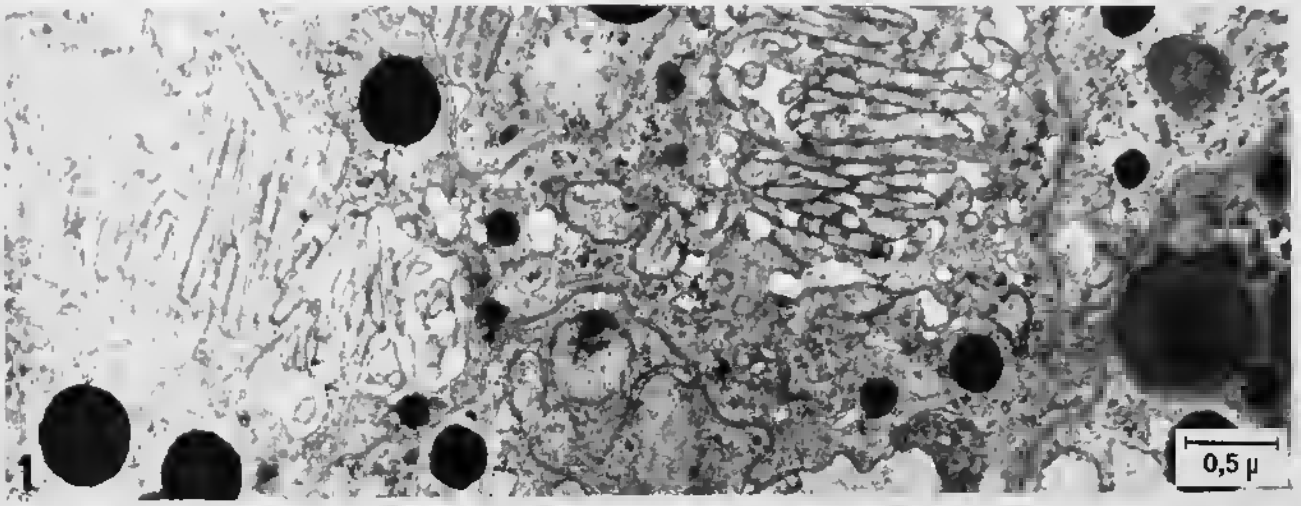
PLANCHE IV

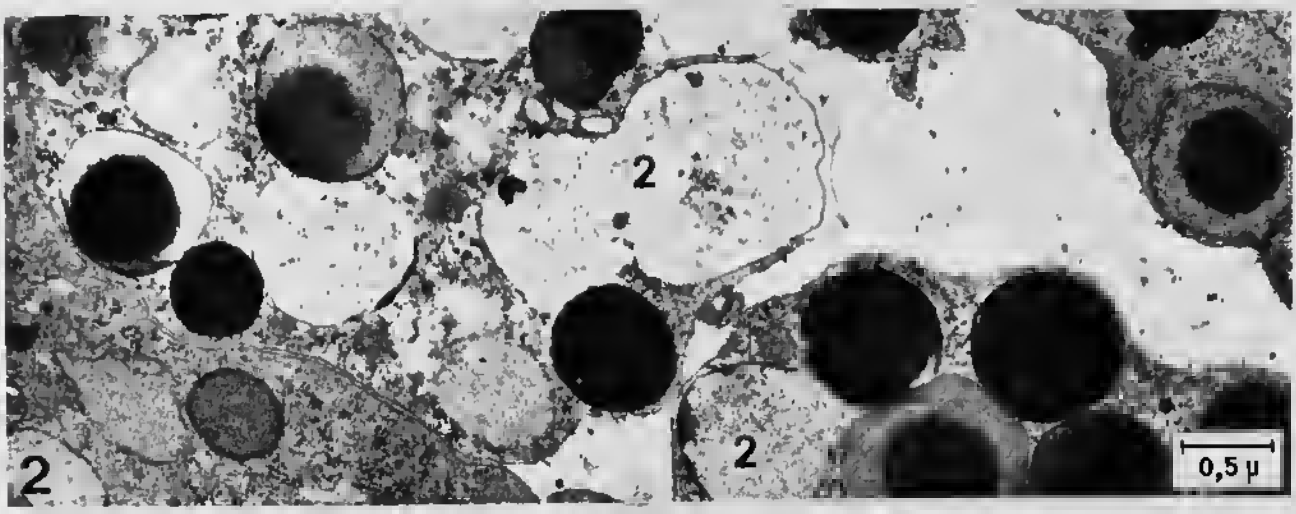
FIG. 1. — Vue partielle du rhabdome chez *Ischyropsalis luteipes* ; stade V_5. Remarquer la différenciation des grains de pigment de type II. (× 24.000).

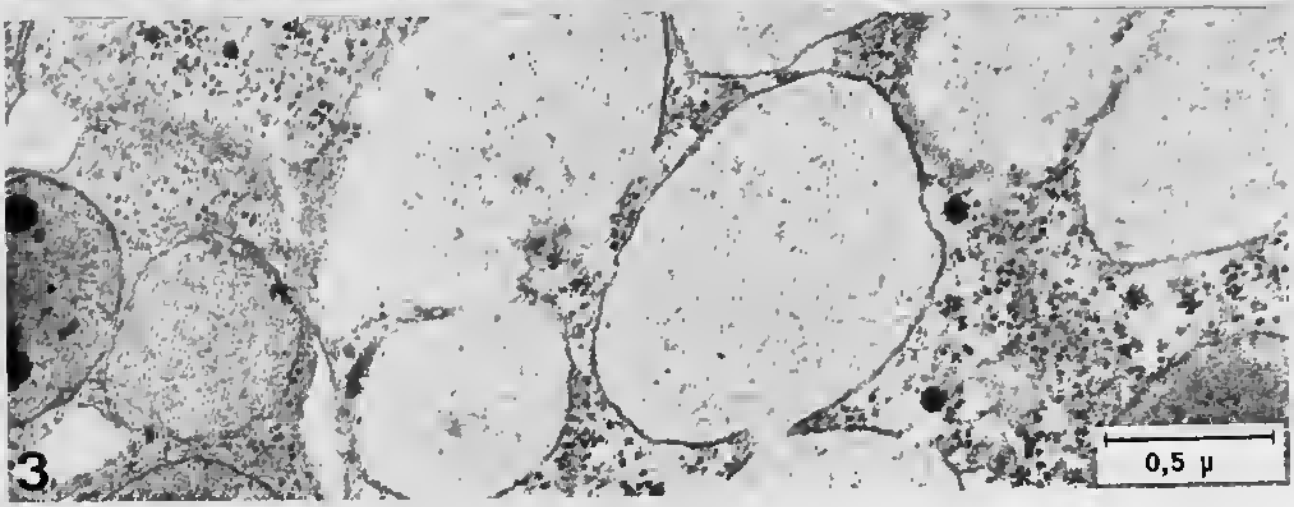
FIG. 2. — Vue partielle de la rétine chez *Ischyropsalis luteipes*, stade V_5. La pigmentation montre des grains de type II à différents stades de remplissage. (× 24.000).

FIG. 3. — Différenciation du pigment dans la rétine chez *Ischyropsalis luteipes*. Plusieurs saccules à différents stades de remplissage, stade V_5. Dans plusieurs saccules la matrice des grains est visible (grains de type II). (× 43.000).

Source : MNHN, Paris







BIBL.DU
MUSEUM
PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE V

Différenciation du système dioptrique chez *Ischyropsalis luteipes*.

FIG. 1. — Aspect du cytoplasme de la cellule vitrée en cours de sécrétion. (× 32.400).

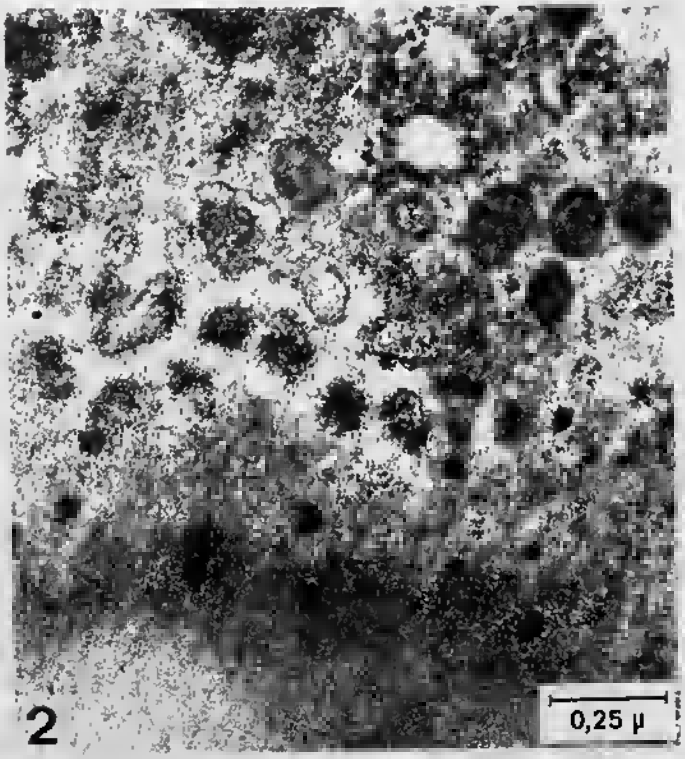
FIG. 2. — Partie apicole de la cellule vitrée, sécrétion au voisinage des microvillosités et déversement dans la masse cristallinienne. (× 63.300).

FIG. 3. — Cristallin larvaire, aspect et orientation parabolique des microfibrilles. Bord de contact avec les cellules vitrées à gauche de la photographie. (× 63.000).

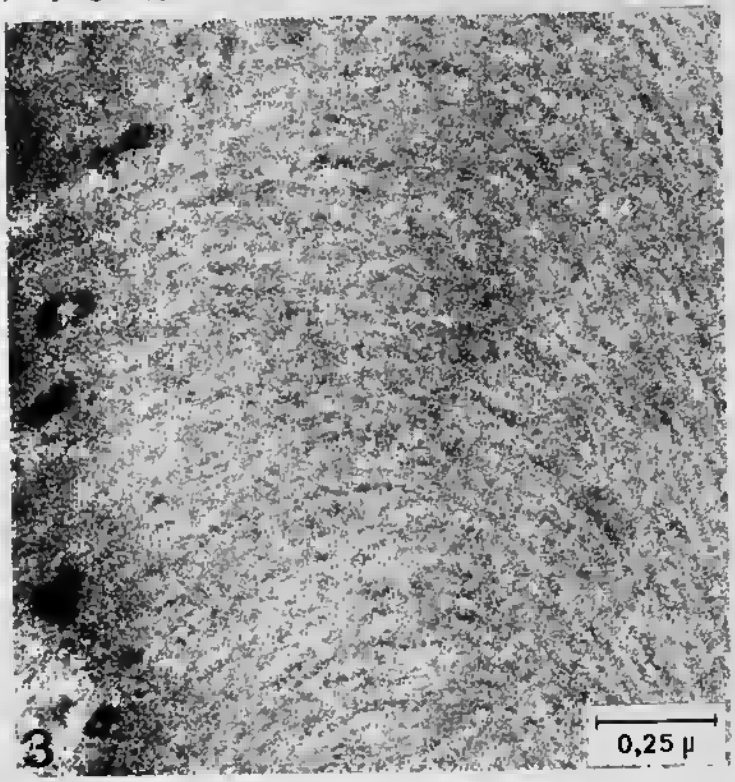
FIG. 4. — Aspect cytologique de la cellule vitrée au cours de la perte des organites cytoplasmiques (dedifférenciation) chez la première nymphe d'*I. Luteipes*. (× 32.400).

Source : MNHN, Paris

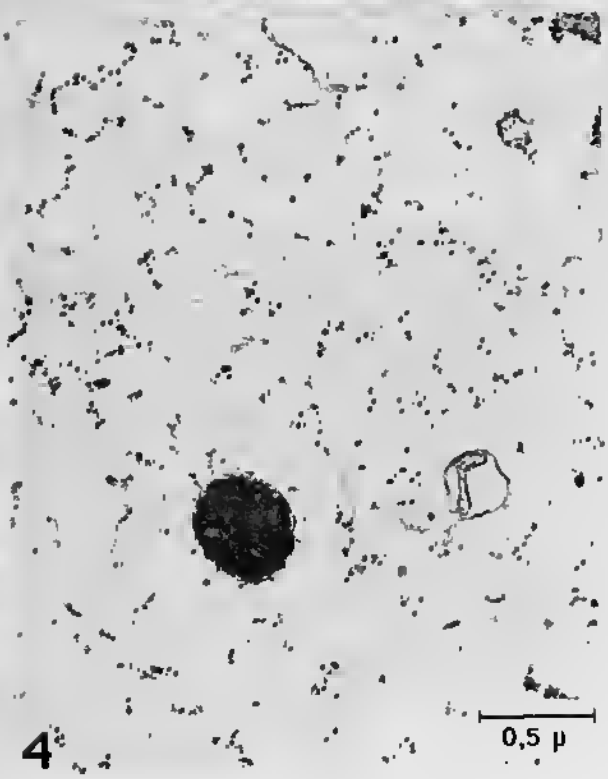
1



2



3



4

MUSEU
PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VI

FIG. 1, 2, 3 et 4. — Morphogenèse du rhabdome chez *Ischyropsalis luteipes*. Phase d'organogenese larvaire.

FIG. 1. — Vue larvaire du rhabdome, début de la phase de morphogenèse larvaire. (32.400).

FIG. 2. — Détail de la disposition et organisation spatiale des microvillosités. Contacts entre les microvilli. (× 96.000).

FIG. 3. — Détails des contacts et des jonctions qui s'établissent entre les microvillosités (gap jonction). (× 96.000).

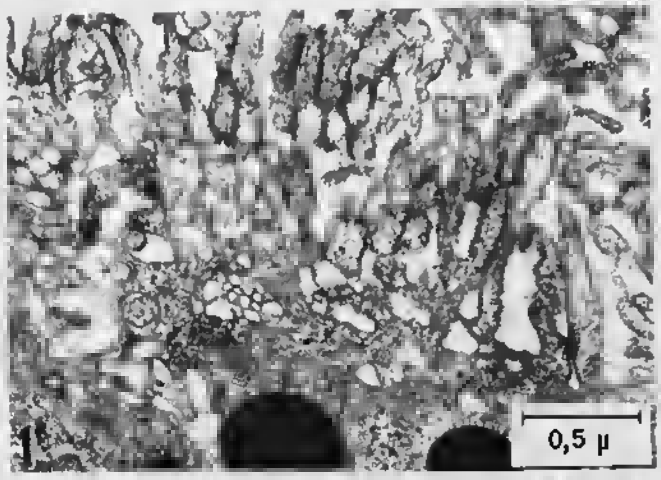
FIG. 4. — Aspect de la disposition spatiale des microvillosités et organisation des nids d'abeille. (× 96.000).

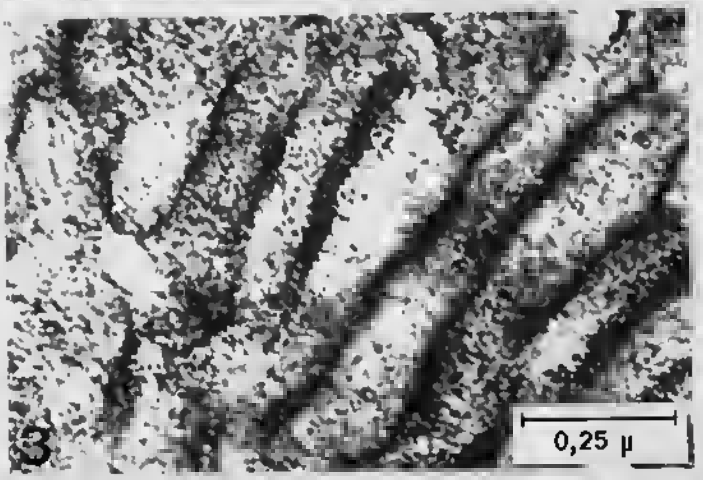
FIG. 5 et 6. — Illumination de la rétine.

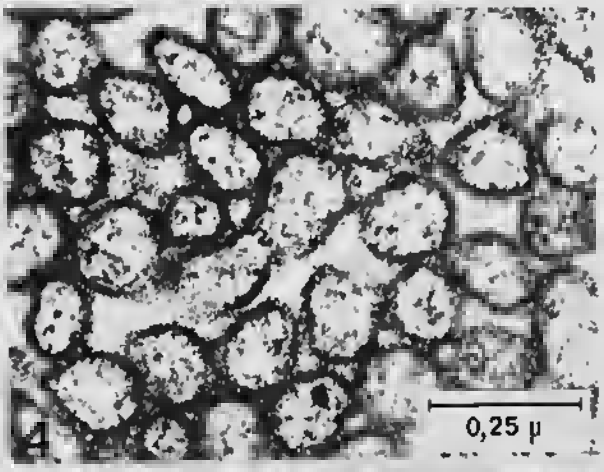
FIG. 5. — Expérience 1b. Aspect du rhabdome montrant les alterations des microvillosités. (× 49.500).

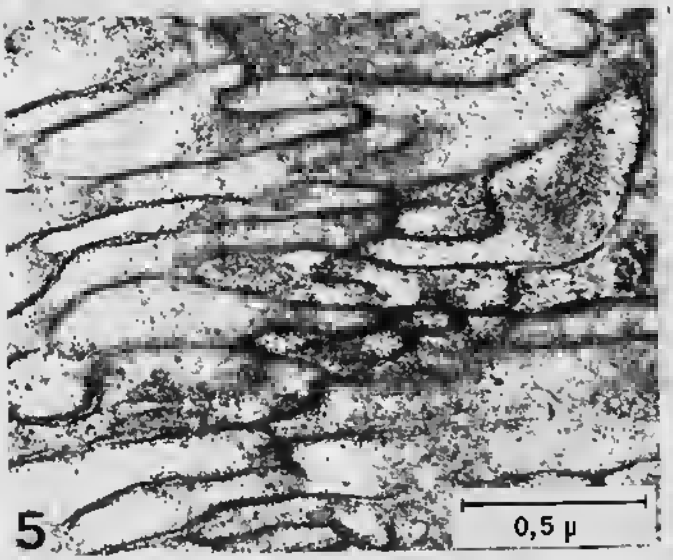
FIG. 6. — Expérience 1b. Vue partielle d'une cellule pigmentaire sous l'action de la lumière. (× 49.500).

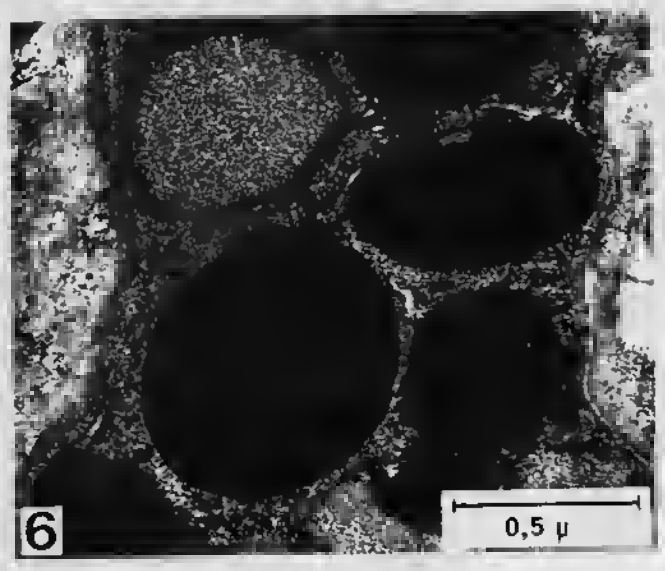
Source : MNHN, Paris











BIBL. DU MUSEUM PARIS

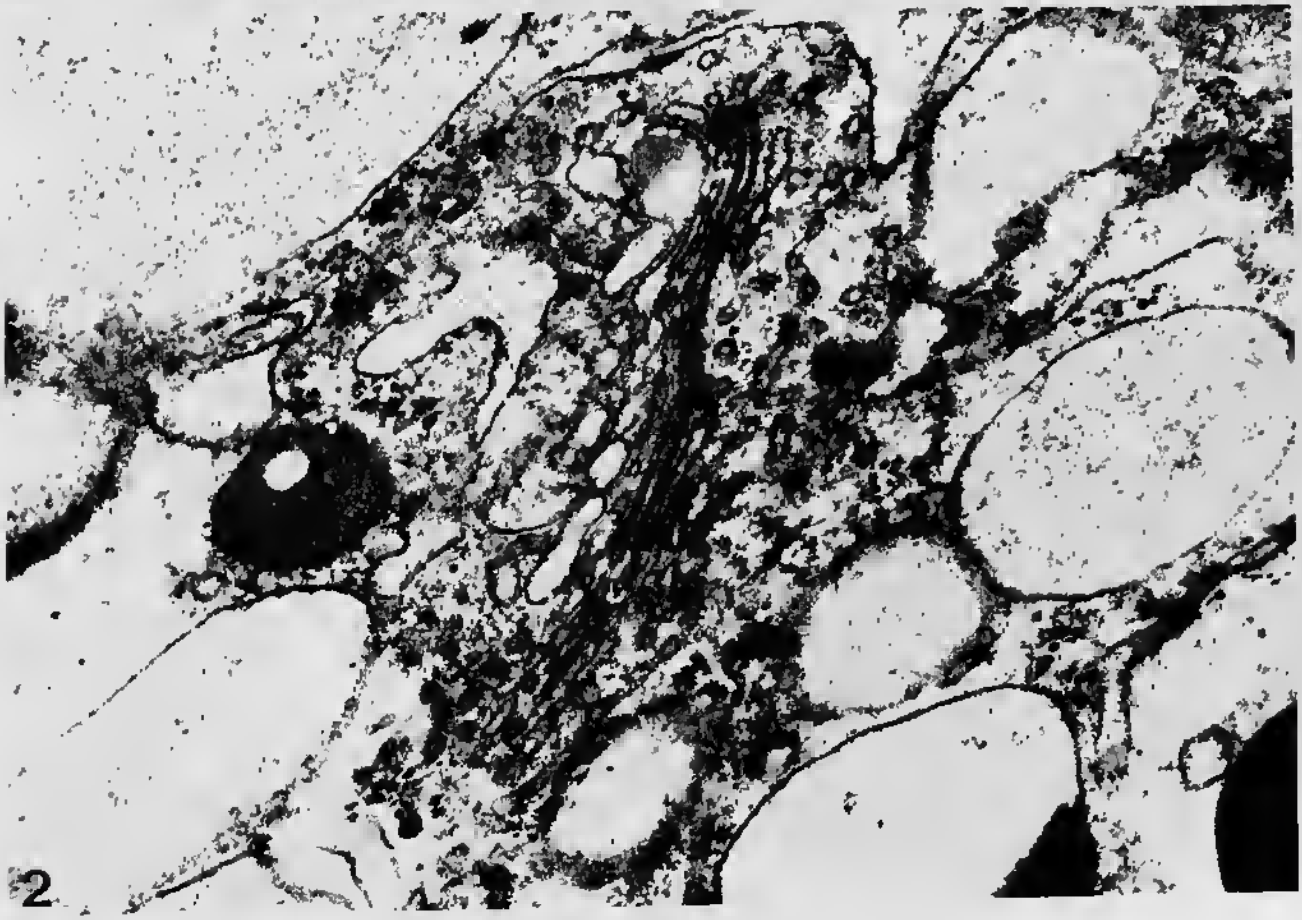
Source : MNHN, Paris

PLANCHE VII

FIG. 1. — Illumination de la rétine. Expérience 3b. Aspects dégénératifs de mitochondries, corps myéloïdes. (× 49.500).

FIG. 2. — *Ischyropsalis luteipes*. Nymphe 3. Différenciation du pigment dans le photorecepteur, sécrétion golgienne du pigment et remplissage des saccules. (× 43.500).

Source : MNHN, Paris



BIBLIOTHÈQUE MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VIII

FIG. 1. — *Ischyropsalis luteipes*. Nymphe 2. Altérations de l'architecture du rhabdome.

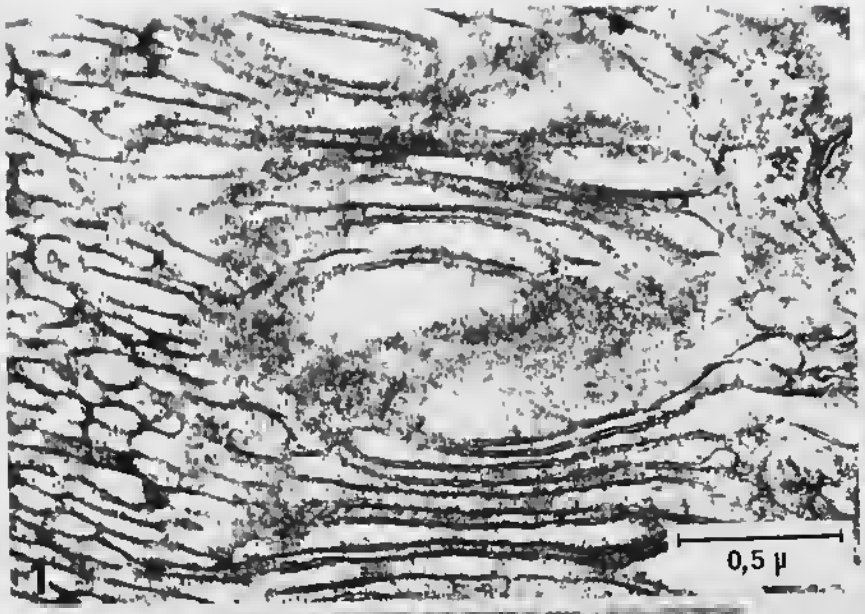
FIG. 2. — *Ischyropsalis pyrenaea*. Nymphe 1. Altérations du rhabdome, perte de la géométrie et des nids d'abeille caractéristiques. Détail du rhabdome, section transversale. (× 43.500).

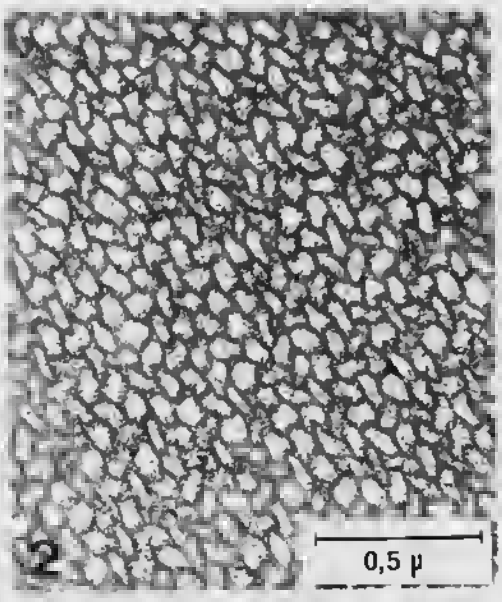
FIG. 3. — *Ischyropsalis muellneri*. Vue partielle du rhabdome chez l'animal adulte. (× 14.700).

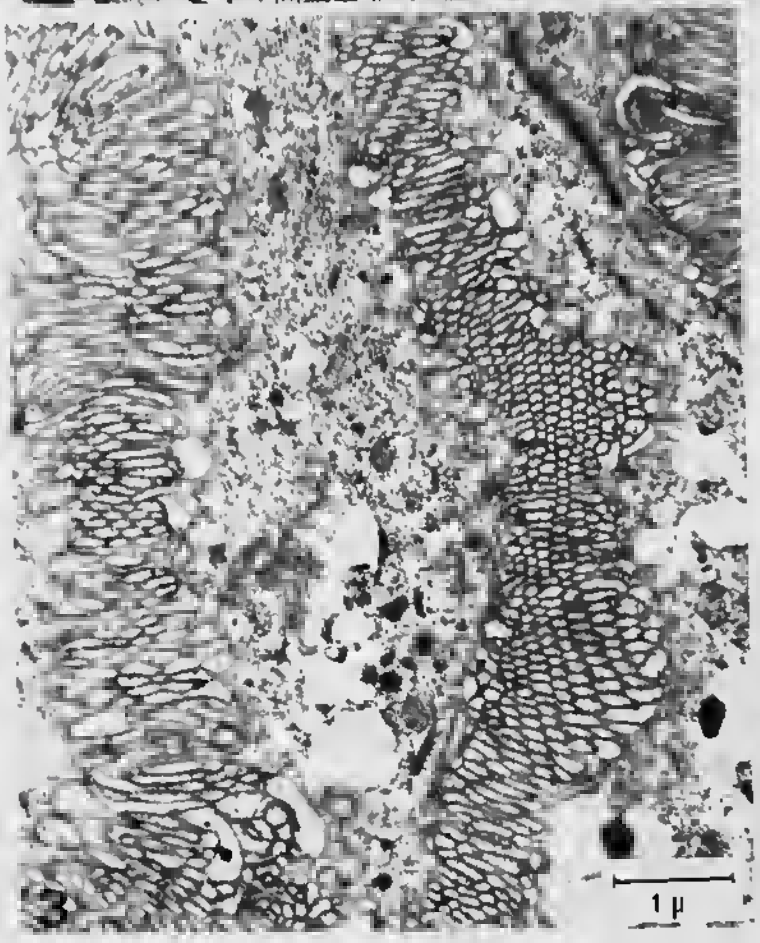
FIG. 4. — *Ischyropsalis strandi*. Nymphe 1. Coupe semifine parasagittale du corps vitré, du cristallin et de la cornée. (× 1.000).

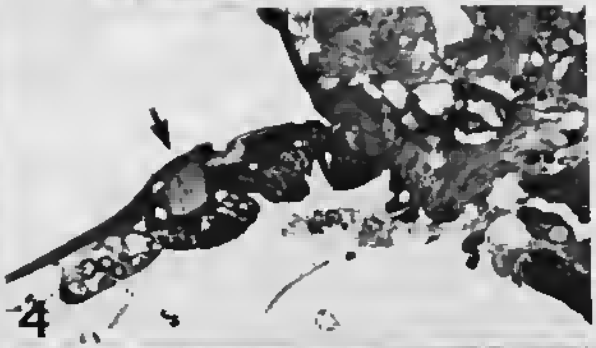
FIG. 5. — *Ischyropsalis strandi* adulte. Structure dégénérative de l'œil. Détail de la cavité de l'œil droit. (× 2.300).

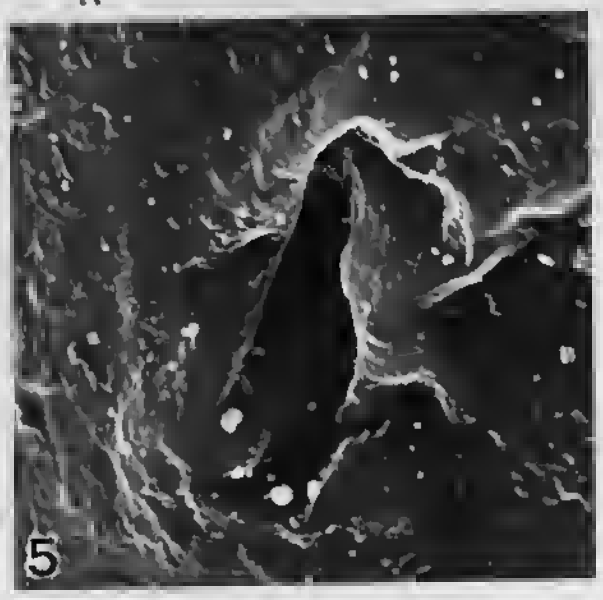
Source : MNHN, Paris











BIBL. DU MUSEUM PARIS

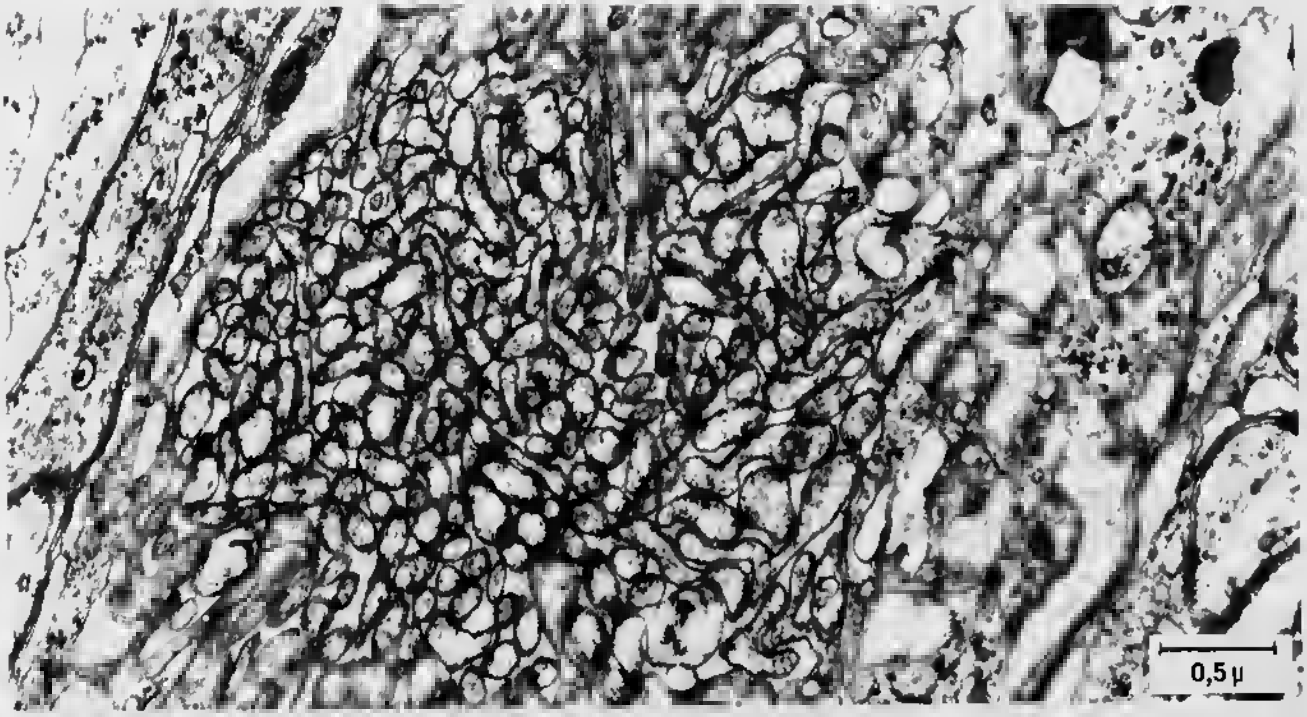
Source : MNHN, Paris

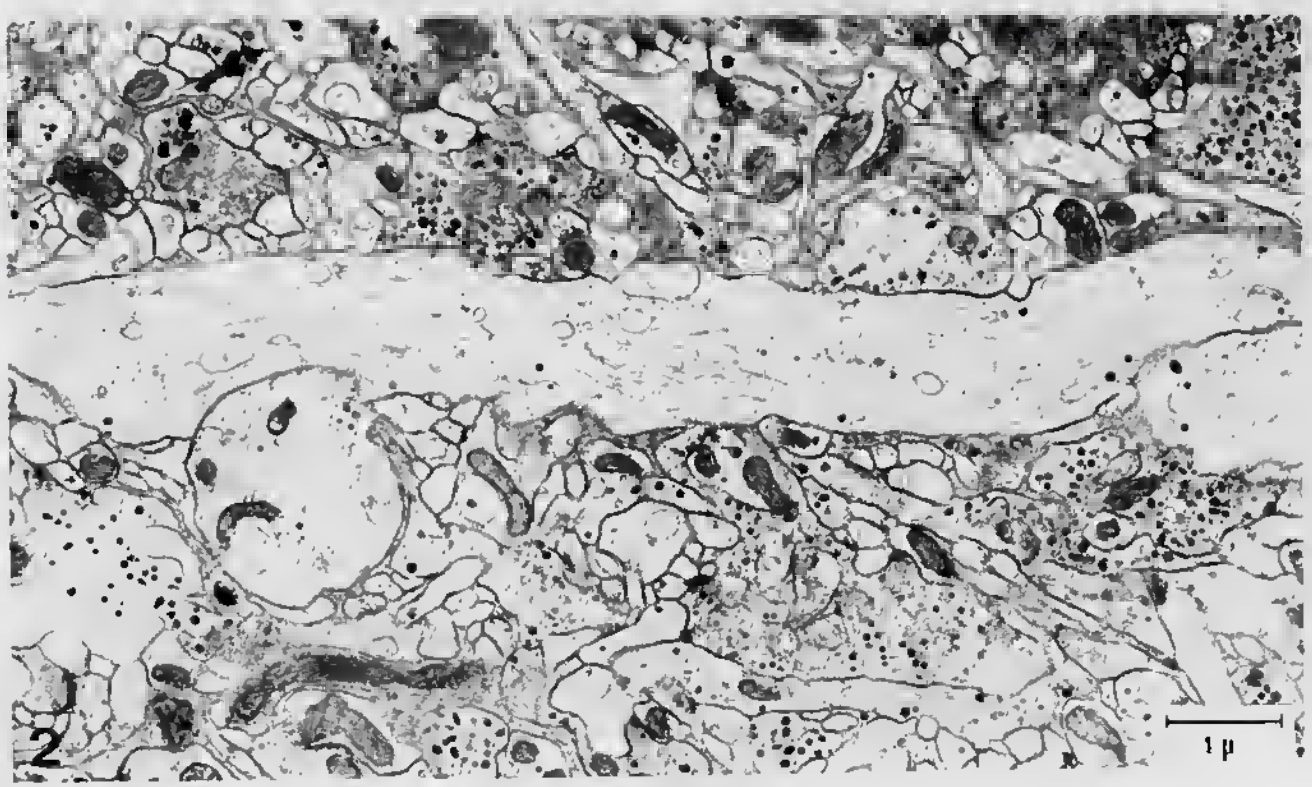
PLANCHE IX

FIG. 1. — *Ischyropsalis strandi*. Vue partielle du rhabdome chez la première nymphe. (× 32.400).

FIG. 2. — *Ischyropsalis luteipes*. Vue d'ensemble des terminaisons retinulaires dans le neuropile et etablissement du premier relais synaptique. (× 14.700).

Source : MNHN, Paris





PARIS

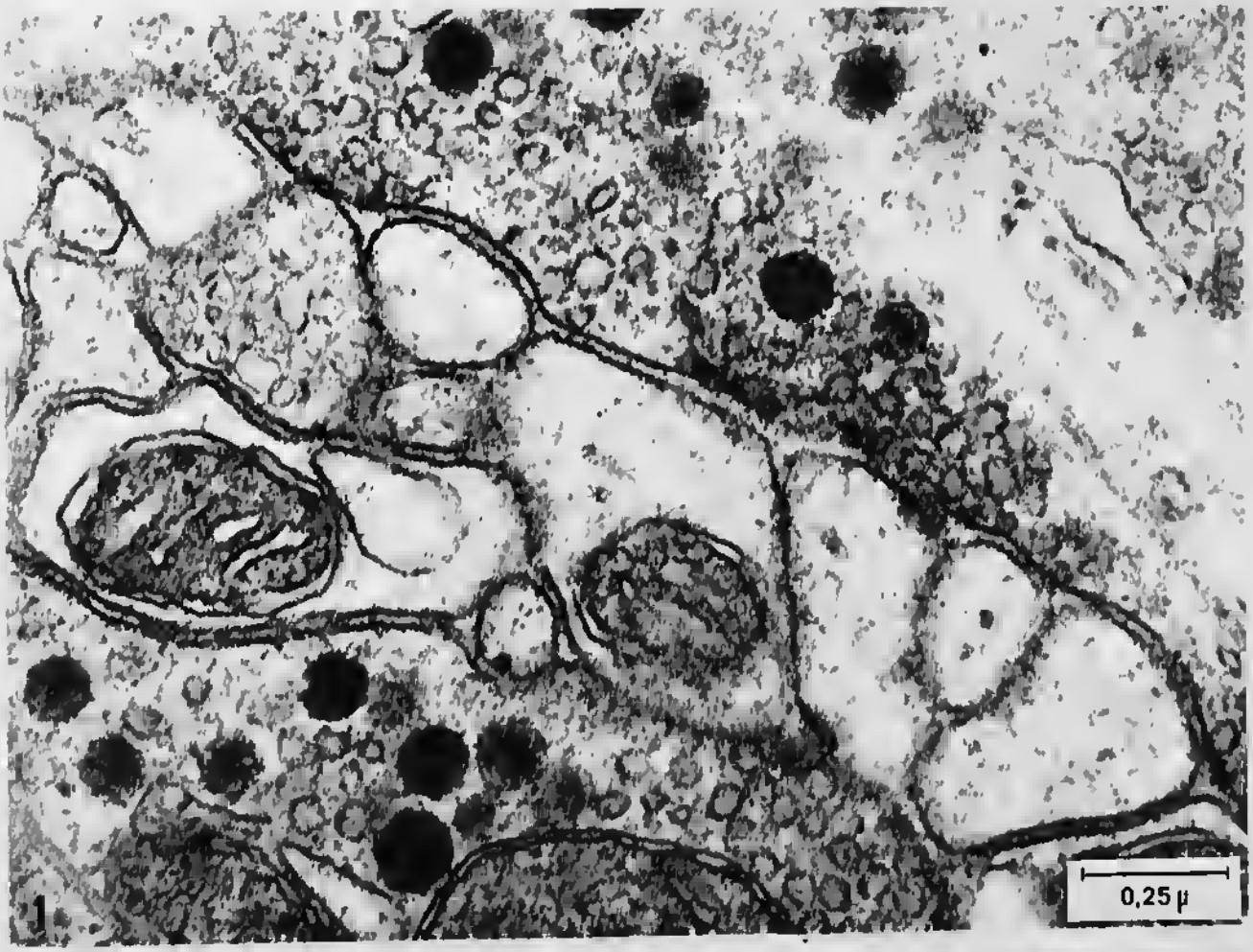
Source : MNHN, Paris

PLANCHE X

FIG. 1. — *Ischyropsalis luteipes*. Détail des synapses dans le premier relais synaptique du lobe. (× 96.000).

FIG. 2. — *Ischyropsalis luteipes*. Détail des fibres d'entrecroisement de l'écorce qui forment le chiasma, entre les fibres remarquer la disposition du cytoplasme glial. (× 14.700).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

1 564 010 T 51

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

5 DEC. 1981

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Adansonia. Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.

Alexanor. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée, 45, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annales de Paléontologie (Vertébrés et Invertébrés). Laboratoire de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annales de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Annuaire des Arachnologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Artbropodes), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annuaire des Myriapodologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).

Bulletin du Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux. C.R.B.P.O., 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

Bulletin d'Écologie. Laboratoire d'Écologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Bulletin de Liaison des Musées d'Histoire naturelle. Inspection générale des Musées d'Histoire naturelle de Province, Service national de Muséologie, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Bulletin de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Bulletin de la Société d'Ethnozoologie et d'Ethnobotanique. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Cahiers des Naturalistes. Laboratoire de Zoologie (Vers), 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Cahiers de Paléontologie. Laboratoire de Paléontologie.

Cybium. Laboratoire d'Icbtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Entomologiste (L'). Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Faune de Madagascar. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Flore du Cambodge, du Laos et du Viet-Nam. Laboratoire de Pbanérogamie.

Flore du Cameroun. Laboratoire de Pbanérogamie.

Flore du Gabon. Laboratoire de Pbanérogamie.

Flore de Madagascar et des Comores. Laboratoire de Pbanérogamie.

Flore de la Nouvelle Calédonie et Dépendances. Laboratoire de Phanérogamie.

Index Seminum. Service des Cultures, 43, rue de Buffon, 75005 Paris.

Journal d'Agriculture traditionnelle et de Botanique appliquée. Laboratoire d'Etbnobotanique et d'Ethnozoologie.

Mammalia. Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

Objets et Mondes. Laboratoire d'Etbnologie. Musée de l'Homme, Palais de Chaillot, place du Trocadéro, 75116 Paris.

Revue Algologique. Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.

Revue Bryologique et Lichénologique. Laboratoire de Cryptogamie.

Revue d'Écologie et Biologie du Sol. Laboratoire d'Écologie générale.

Revue française d'Entomologie. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Revue internationale Acarologia. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).

Revue de Mycologie. Laboratoire de Cryptogamie.

Source : MNHN, Paris